

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID



FACULTAD DE PSICOLOGÍA

Departamento de Psicología Biológica y de la Salud

Programa de Doctorado: Comportamiento Animal y Humano: Una perspectiva etológica.

TESIS DOCTORAL

Efecto del nacimiento de hermanos sobre
el comportamiento social de los juveniles
en el marmosete común
(*Callithrix jacchus*)

Alejandra Virginia Navazo Algora

Madrid, 2015

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID



FACULTAD DE PSICOLOGÍA

Departamento de Psicología Biológica y de la Salud

Programa de Doctorado: Comportamiento Animal y Humano: Una perspectiva etológica.

TESIS DOCTORAL

Efecto del nacimiento de hermanos sobre
el comportamiento social de los juveniles
en el marmosete común
(*Callithrix jacchus*)

Presentada en el Departamento de Psicología Biológica y de la Salud de la
Universidad Autónoma de Madrid para la obtención del Grado de Doctor por:

Alejandra Virginia Navazo Algora

Directora de la Tesis: **Ana M^a Fidalgo de las Heras**

La Dra. Ana M^a Fidalgo de las Heras, Profesora Contratado Doctor, del Departamento de Psicología Biológica y de la Salud de la facultad de Psicología de la Universidad Autónoma de Madrid.

CERTIFICA: que el trabajo titulado “Efecto del nacimiento de hermanos sobre el comportamiento social de los juveniles en el marmosete común (*Callithrix jacchus*)” que presenta Doña Alejandra Virginia Navazo Algora para obtener el título de Doctor, ha sido realizado bajo su dirección, y se encuentra en condiciones para su presentación y defensa ante el Tribunal Calificador.

Madrid, a 8 de septiembre de 2015.

V^oB^o La directora

Fdo.: Dra. Ana M^a Fidalgo de las Heras

Agradecimientos

Después de muchos años de doctorado en el que las experiencias vividas han sido muchas y el esfuerzo y trabajo para sacarlo adelante también, es complicado plasmar en un papel el agradecimiento que siento hacia todos los que me han hecho este camino más fácil y han contribuido de alguna manera a que hoy esté cerrando esta etapa.

Primeramente, quiero dar las gracias a la Universidad Autónoma de Madrid por permitirme desarrollar este trabajo en sus instalaciones y más concretamente al gabinete veterinario de la Facultad de Medicina de la UAM que se encargan de cuidar a los animales, y en especial a su directora, Carmen Fernández Criado y al proyecto MEC-PSI2012-30744.

Agradecer a mi directora, Ana M^o Fidalgo de las Heras, parte fundamental de esta tesis, por todo el apoyo que me ha brindado desde el primer momento. No sólo quiero destacar su labor docente que ha sido importantísima y sin la cual, no hubiera sido posible llegar hasta aquí, sino también, toda la comprensión y calidez humana que ha mostrado conmigo para levantarme cuando más lo necesitaba.

También, quiero dar las gracias al Departamento de Psicología Biológica y de la Salud y, más concretamente, a Susana Sánchez, Fernando Peláez, José Caperos y Ana Morcillo que me han aconsejado y me han animado a continuar siempre.

Dar las gracias también a mis compañeros del “monario”, sobre todo a Borja, Belén, Natalia, Alba y Esther de los que he aprendido muchas cosas y con lo que he pasado muy buenos momentos tanto allí como en los congresos. Como no, también a los monetes, con los que me he divertido mucho aunque me lo hayan hecho pasar un poco mal a ratos.

Y, por último, a mis compañeros de trabajo, amigos y a toda mi familia (a mis hermanos José, Juan Alberto y Sergio; a Pilar, a María y a Gema; a mis sobrinos Bruno y Nora; a mi abuela Luisa; a mi Tata; a mi otra familia: Rosario, Félix, Edu y Sandra; a Nikki y a Stevie), especialmente a mis padres, José Luis y Ángela, por permitirme hacer lo que me gusta y valorar lo que hago y a Félix por apoyarme y escucharme,

GRACIAS.

ÍNDICE

Agradecimientos	III
1. Introducción	1
1.1. Características generales de los Calitricidos.....	1
1.1.1. Taxonomía, distribución y ecología	1
1.1.2. Organización social y reproducción	5
1.2. Características del Marmosete Común (<i>Callithrix jacchus</i>).....	14
1.3. Efecto del nacimiento de hermanos: El Conflicto Parento-filial.	20
1.3.1. Efecto del nacimiento de hermanos en Primates	28
1.3.2. Efecto del nacimiento de hermanos en Calitricidos	31
2. Objetivo e hipótesis.....	37
3. Material y métodos	39
3.1. Sujetos e instalaciones	39
3.2. Período de estudio, sistema de muestreo y registro de datos.....	43
3.3. Variables y medidas.....	45
3.4. Análisis de datos	52
4. Resultados.....	55
4.1. Análisis de la existencia de conflicto.....	55
4.1.1. Conductas agonísticas.....	55
4.1.2. Conductas relacionadas con el estrés y el aislamiento	62
4.1.3. Conductas afiliativas.....	65
4.1.4. Correlación transporte-conductas agonísticas	87
5. Discusión.....	95
6. Conclusiones.....	121
7. Referencias bibliográficas	123

1. INTRODUCCIÓN



1. Introducción

1.1. Características generales de los Calitricidos

1.1.1. Taxonomía, distribución y ecología

La sistemática de los calitricidos pertenecientes al grupo de los primates neotropicales (orden *Platyrrhini*) ha sufrido diversas variaciones desde la clásica revisión de Hershkovitz (1977) donde se les consideraba como una familia (*Callitrichidae*) formada por 4 géneros (*Cebuella*, *Callithrix*, *Leontopithecus* y *Saguinus*). En la actualidad se les considera como subfamilia *Callitrichinae* dentro de la familia *Cebidae*, taxón muy controvertido al combinar perspectivas morfológicas, genéticas y ecológicas revisadas recientemente por Rylands *et al.* (2000; ver también Groves, 2001). La subfamilia *Callitrichinae* es un grupo monofilético con 6 géneros (*Callimico*, *Callithrix*, *Cebuella*, *Leontopithecus*, *Mico* y *Saguinus*) y un total de 60 especies y subespecies (Digby, Ferrari & Saltzman, 2007). Además, diferentes estudios morfológicos y genéticos detallados apoyan la creación de un nuevo género llamado *Callibella* que anteriormente se incluía dentro del género *Mico* (van Roosmalen & van Roosmalen, 2003). Por tanto, en la actualidad se considera que la subfamilia *Callitrichinae* es un grupo formado por 7 géneros (Rylands, Coimbra-Filho & Mittermeier, 2009).

Callimico goeldii ha supuesto el mayor problema para los taxónomos de calitricidos debido a que su pequeño tamaño y las uñas en forma de garra son características de calitricidos, pero su tercer molar y el nacimiento de una cría por parto son típicas de los platirrininos de mayor tamaño (Digby *et al.*, 2007). Esto ha llevado en diversas ocasiones a situarlos como género monoespecífico dentro de *Callitrichidae* (Hill, 1957; Napier & Napier, 1967), *Cebidae* (Cabrera, 1958; Simons, 1972), o incluso, su propia familia *Callimiconidae* (Hershkovitz, 1977). Actualmente, se considera en consenso que *Callimico* es un verdadero, aunque atípico, calitricido. De hecho, hay estudios moleculares recientes que lo apoyan (Schneider & Rosenberger, 1996; Tagliaro, Schneider, Schneider, Sampaio &

Stanhope, 1997; Canavez *et al.*, 1999; von Dornum & Ruvolo, 1999) y que sitúan a *Callimico* como un grupo hermano de los marmosetes (*Callithrix*, *Mico*, *Callibella* y *Cebuella*) (Digby *et al.*, 2007).

Los calitrícidos se extienden por los bosques tropicales del centro y sur de América, principalmente en la región amazónica (Nowak, 1999). Se distribuyen por la zona sur del continente americano, desde 9° N (Panamá y sureste de Costa Rica) hasta 24° S (Brasil y Bolivia) y habitan en las regiones tropicales y subtropicales, desde el nivel del mar hasta latitudes de 1500 m (Dawson, 1978; Hernández-Camacho & Cooper, 1976; Hershkovitz, 1977; Wolfheim, 1983; Rylands, Coimbra-Filho & Mittermeier, 1993).

Normalmente, a las especies de los géneros *Callithrix*, *Cebuella* y *Mico* se les conoce como marmosetes, mientras que a las especies de los géneros *Saguinus* y *Leontopithecus*, se les conoce como tamarinos (Nowak, 1999). El factor clave que determina las diferencias entre marmosetes y tamarinos parecen ser las especializaciones morfológicas de los marmosetes para la explotación de los exudados de plantas que se incluyen en su dieta (Ferrari, 1993). Esta habilidad de explotar los exudados de plantas como sustituto de los frutos durante el año les permite a los marmosetes ocupar hábitats pobres en recursos o altamente estacionales en los cuales los tamarinos hubieran sido incapaces de sobrevivir (Digby *et al.*, 2007).

Atendiendo al tamaño del territorio y la densidad de población, los calitrícidos ocupan áreas desde menos de 10 ha con altas densidades de población (-*Callithrix jacchus* y *Callithrix penicillata*- Maier, Alonso & Langguth, 1982; Alonso & Langguth, 1989; Mendes Pontes & Monteiro da Cruz, 1995; Digby & Barreto, 1996) hasta más de 100 ha con densidades de población menores (-*Saguinus fuscicollis*- Peres, 2000). La calidad del hábitat es la que determina el tamaño del territorio y, por tanto, la densidad de población. En el caso de los marmosetes, el tamaño del territorio depende de la disponibilidad de exudados y de la abundancia de artrópodos (Digby *et al.*, 2007). Para *Saguinus* y *Leontopithecus* existe mucha variabilidad en cuanto a tamaño del territorio, que puede ir desde áreas más pequeñas similares a las

de marmosetes hasta otras mucho mayores debido al alto grado de frugivoría de los tamarinos (Digby *et al.*, 2007).

Además, existe un alto grado de solapamiento entre los territorios en algunas especies como, por ejemplo, en *Callithrix jacchus* que puede ser superior al 80-90% (Mendes Pontes & Monteiro da Cruz, 1995; Digby & Barreto, 1996).

Por otra parte, la presencia de grupos de especies mixtas (dos o más especies se asocian de forma aleatoria, a menudo coordinando actividades; Pook & Pook, 1982) juega un papel importante en la ecología de algunas especies de calitricidos. Hasta la fecha, todos los grupos de especies mixtas incluyen *Saguinus fuscicollis* interactuando con *S. mystax*, *S. imperator*, *S. labiatus* o *Mico emiliae* (Heymann & Buchanan-Smith, 2000).

La principal característica de las dietas de los calitricidos es su variedad y el único patrón claro específico de taxón es el uso de exudados de plantas por parte de los marmosetes como un alimento básico en la dieta. Todos los calitricidos se alimentan de exudados pero *Callithrix*, *Mico* y *Cebuella* están especializados morfológicamente para la extracción sistemática y digestión de gomas y son capaces de mantener altos niveles de explotación de exudados durante todo el año (Ferrari, 1993).

Las especializaciones de los marmosetes para la explotación de exudados incluyen la elongación de los incisivos inferiores y una amplia apertura mandibular que les permite excavar a través de la corteza de las plantas productoras de gomas, lo que provoca que fluya el exudado (Hershkovitz, 1977; Vinyard, Wall, Williams, Schmitt & Hylander, 2001; Vinyard, Wall, Williams & Hylander, 2003). Las gomas contienen polisacáridos complejos, que son potencialmente una fuente de alta energía, pero que no pueden ser metabolizados enzimáticamente por otros mamíferos (Power & Oftedal, 1996; Heymann & Smith, 1999). Los marmosetes son capaces de digerir más eficientemente que otros calitricidos porque sus intestinos, en comparación, tienen un ciego más largo y complejo, permitiendo así que se den una tasa de pasaje intestinal y una fermentación microbiana más lentas (Power & Oftedal, 1996). Una vez digerido, los exudados proveen no sólo de carbohidratos, si

no también minerales (particularmente calcio) y proteínas (Garber, 1984; Smith, 2000).

Saguinus, *Leontopithecus* y *Callimico* son gumívoros oportunistas. Aunque los exudados pueden llegar a constituir más de la mitad de la dieta en algunos periodos, esto es un fenómeno temporal y los exudados nunca son un alimento básico en su dieta (Digby *et al.*, 2007).

Los frutos son el principal alimento para muchas especies de calitricidos, especialmente *Saguinus* y *Callimico* (Digby *et al.*, 2007). Como último recurso bajo condiciones estacionales extremas de escasez de frutos, *Saguinus* puede alimentarse de néctar (Terborgh & Goldizen, 1985). Aunque el néctar es relativamente nutritivo, está disponible normalmente en cantidades muy pequeñas para ser extraído de forma adecuada por vertebrados tan grandes como *Saguinus* (Digby *et al.*, 2007). Otra potencial fuente de alimento alternativa son los hongos, los cuales pueden contribuir significativamente a la dieta durante ciertas partes del año en algunas especies (- *Callimico*- Porter, 2001b; -*C. aurita*- Corrêa, Coutinho & Ferrari, 2000)

La materia animal, predominantemente los artrópodos, es el tercer componente más importante de la dieta de los calitricidos (Digby *et al.*, 2007). Además de artrópodos, también están incluidos en su dieta algunos vertebrados como polluelos, pequeños lagartos y ranas (Ferrari, 1988; Digby & Barreto, 1998; Smith, 2000; Porter, 2001b; Kierulff *et al.*, 2002). Todas las presas grandes, pero especialmente los vertebrados, son ítems alimenticios de alto valor y su captura casi siempre provoca la socialización de los miembros jóvenes del grupo, resultando en una variedad de interacciones sociales que van desde transferencia pasiva de comida a comportamientos agonísticos (Digby & Barreto, 1998).

1.1.2. Organización social y reproducción

Los calitrícidos presentan sistemas de crianza cooperativa (Tardif, Harrison & Simek, 1993; Sánchez, Peláez, Gil-Bürmann & Kaumanns, 1999) y viven en grupos sociales formados normalmente por los padres, hermanos mayores, otros miembros de la familia y, en algunos casos, individuos no relacionados genéticamente que participan en la defensa de los recursos y el territorio, en el transporte y el cuidado de las crías y la compartición del alimento (Solomon & French, 1997). La composición grupal en calitrícidos varía desde 2 individuos (ej. *Cebuella pygmaea*) a 20 (ej. *Callithrix flaviceps*). *Cebuella* suele tener los grupos más pequeños, la mayoría formados por una única pareja reproductora y las crías (Soini, 1982, 1988; de la Torre, Snowdon & Bejarano, 2000).

En los grupos sociales de calitrícidos pueden emigrar ambos sexos, sin embargo, los machos tienen más probabilidades que las hembras de formar parte en un grupo ya establecido. Las hembras pueden esperar como individuos solitarios a que haya una vacante reproductora en un grupo ya establecido o pueden formar un nuevo grupo con otros individuos que hayan emigrado (Lazaro-Perea *et al.*, 2000; Baker, Bales & Dietz, 2002). Aunque algunos de los primeros registros indicaban que podía haber grupos dinámicos con algunos miembros moviéndose dentro y fuera de los mismos (ej. Dawson, 1978; Neyman, 1978; Scanlon, Chalmers & Monteiro Da Cruz, 1988), otros estudios más recientes basados en seguimientos directos de los animales indican que son grupos familiares extensos más estables (Garber, Ón, Moya & Pruett, 1993; Ferrari & Digby, 1996; Goldizen, Mendelson, van Vlaardingen & Terborgh, 1996; Nievergelt, Digby, Ramakrishnan & Woodruff, 2000; Baker, Bales & Dietz, 2002).

Los calitrícidos manifiestan características morfológicas, fisiológicas y conductuales que los diferencian de otros primates antropoideos (Araújo *et al.*, 2000). Los grupos son generalmente cohesivos, y los individuos a menudo descansan en contacto físico entre ellos y se espulgan (Ferrari, 1988; Alonso & Langguth, 1989; Digby, 1995b; Heymann, 1996). En algunos grupos en libertad, se han descrito las relaciones de espulgamiento como asimétricas, donde las hembras reciben más espulgamiento del que realizan y los individuos reproductores de ambos

sexos también se ven favorecidos (Goldizen, 1989; Digby, 1995b; Heymann, 1996; Kostrub, 2003; Lazaro-Perea, Arruda & Snowdon, 2004). No existen evidencias de que las hembras reproductoras espulguen preferentemente a una potencial pareja sexual sobre otra (Heymann, 1996; Kostrub, 2003).

El comportamiento agresivo en calitricidos es relativamente raro y leve, y consiste generalmente en golpes (“*cuffs*”), caminar arqueados (“*arch walks*”), piloerección, persecuciones, evasión, y vocalizaciones de sumisión; y se presenta con más frecuencia en contextos de alimentación (Goldizen, 1989; Baker, Dietz & Kleiman, 1993; Digby, 1995b; Garber, 1997; Kostrub, 2003). Las tasas de agresión pueden verse aumentadas tras cambios en la composición grupal, como por ejemplo, la pérdida de una hembra reproductora (Lazaro-Perea *et al.*, 2000).

Los sistemas de apareamiento (referido únicamente a patrones de copulación) han sido descritos como monógamos, poliándricos, poligínicos y poliginándricos, ocurriendo tanto dentro como entre grupos y poblaciones (Garber, 1997; Baker *et al.*, 2002; Goldizen, 2003; Saltzman, 2003). Estas estrategias de apareamiento flexibles están relacionadas con los cambios que se pueden producir en la composición grupal y en las relaciones sociales, y los patrones específicos parecen ser más típicos de algunos géneros que de otros. Como por ejemplo, la poliandria y poliginandria (la presencia de más de un macho activo reproductivamente) que ha sido descrita en algunas especies, parece ser más prevalente en *Saguinus* y *Leontopithecus* (Digby *et al.*, 2007).

Las estrategias reproductivas de las hembras también varían a través de las distintas especies de tamarinos y marmosetes. Aunque la reproducción está restringida normalmente a una única hembra, la presencia de múltiples hembras reproductoras en algunos grupos demuestra que la supresión reproductiva no es absoluta. La poliginia ha sido documentada en múltiples grupos en libertad de *Callithrix*, *Callibella*, *Saguinus*, y *Leontopithecus* e inferida (basada en intervalos cortos entre partos) en *Cebuella* (Digby *et al.*, 2007).

Una complicación adicional en la descripción del sistema de apareamiento de calitricidos es la ocurrencia de cópulas extragrupales en algunas especies. En *Callithrix jacchus*, por ejemplo, se han observado en machos y hembras tanto

reproductores como no reproductores, a menudo durante o justo después de las interacciones agresivas entre grupos (Digby, 1999; Lazaro-Perea *et al.*, 2000). Por lo tanto, incluso algunos grupos descritos como "monógamos", basado en patrones de copulación intragrupal, pueden mostrar patrones más complejos de la paternidad real y potencial (Digby *et al.*, 2007).

En cuanto a la reproducción, todas las especies estudiadas con la excepción de *Callimico goeldii* y, posiblemente, *Callibella humilis*, tienen ovulación múltiple y producen camadas de dos o más individuos (Digby *et al.*, 2007). En cautividad, el 50%-80% de las camadas son gemelos dicigóticos, mientras que el resto comprenden crías únicas, trillizos y, menos frecuentemente, cuatrillizos (Ziegler, Snowdon & Bridson, 1990a; Baker & Woods, 1992; De Vleeschouwer, Leus & Van Elsacker, 2003; Tardif *et al.*, 2003). Pero, rara vez sobreviven más de dos crías de una única camada (Digby *et al.*, 2007). El número de ovulaciones correlaciona con la masa corporal de la madre la cual debe variar en respuesta al estado nutricional de la misma (ej.: *C. jacchus*, Tardif *et al.* 2003).

Las hembras de calitricidos ovulan y pueden concebir entre 2-4 semanas después del parto (Heistermann & Hodges, 1995; French, De Vleeschouwer, Bales & Heistermann, 2002; Tardif *et al.*, 2003) debido a que, a diferencia de otros primates, la lactancia no inhibe la ovulación; aunque, la ovulación postparto se puede ver retrasada ligeramente en hembras que están amamantando a más de una cría (Ziegler, Widowski, Larson & Snowdon, 1990b; Baker & Woods, 1992). El tiempo de gestación varía desde 125 días en *Leontopithecus* spp. a 184 días en *Saguinus oedipus* (Ziegler, Bridson, Snowdon & Eman, 1987; French *et al.*, 2002), lo que le permite a las hembras reproductoras generar camadas cada 5-6 meses. La mayoría de las especies en cautividad tienen dos camadas al año y, también, la mayoría de los géneros en libertad como *Callithrix*, *Mico*, *Cebuella*, y *Callimico* (Stevenson & Rylands, 1988; Soini, 1993; Digby & Ferrari, 1994; Porter, 2001a). Todo ello hace posible el solapamiento de la lactancia, la preñez y la presencia de crías dependientes (Hearn, 1983; Abbott, Barret & George, 1993; Rothe & Darms, 1993).

Otra característica llamativa de estos primates es que normalmente tienen gemelos que son quimeras somáticas de células derivadas de dos productos de la

concepción (Haig, 1999) formados a través de la transferencia de células entre hermanos en el útero materno (Ross, French & Orti, 2007). Cada individuo es, por tanto, el fenotipo de los genotipos de dos hermanos, uno de los cuales puede estar más estrechamente relacionado con la línea germinal de los padres del otro individuo que con su propia línea germinal (Haig, 1999).

Por otra parte, el potencial reproductivo de los calitricidos se ve reforzado también, por la rápida maduración de las hembras y los machos. Las hembras alcanzan la madurez reproductora entre los 12-17 meses de edad mientras que los machos empiezan a generar esperma a los 13-18 meses y pueden engendrar desde los 15-25 meses (Abbott & Hearn, 1978; Eppler & Katz, 1980; Ginther, Carlson, Ziegler & Snowdon, 2002). Así mismo, se da la monopolización de la reproducción por una única hembra dominante en la mayoría de los grupos sociales y los mecanismos van desde la inhibición comportamental como en *Leontopithecus* y *Callimico* hasta la supresión fisiológica como ocurre en *Saguinus* (Digby *et al.*, 2007). Se han investigado en varias especies los factores determinantes tanto fisiológicos, sensoriales como conductuales que median la supresión de la ovulación (Digby *et al.*, 2007). Las concentraciones de cortisol (una hormona implicada en la respuesta al estrés procedente de la corteza suprarrenal) que circulan o que son excretadas son similares en las hembras dominantes y subordinadas, incluso, en algunos casos, se manifiestan en cantidad menor en las hembras subordinadas (Saltzman, Schultz-Darken, Scheffler, Wegner & Abbott, 1994; Saltzman, Schultz-Darken, Wegner, Wittwer & Abbott, 1998; Ziegler, Scheffler & Snowdon, 1995; Smith & French, 1997), lo que sugiere que la supresión de la ovulación no se puede atribuir al estrés generalizado (Abbott, Saltzman, Schultz-Darken & Smith, 1997). Por otra parte, se han estudiado las señales olfativas de hembras dominantes como factor determinante implicado en la iniciación y mantenimiento de la supresión de la ovulación en varias especies, pero se cree que pueden jugar un papel redundante con otras señales (Eppler & Katz, 1984; Savage, Ziegler & Snowdon, 1988; Barrett, Abbott & George, 1990; Abbott *et al.*, 1993; Abbott, Saltzman, Schultz-Darken & Tannenbaum, 1998). El fallo reproductivo en hembras subordinadas puede darse en respuesta a la influencia intrasexual (la supresión relacionada con el rango) o

intersexual (evitar la endogamia). Las funciones específicas de estos dos factores difieren entre las especies (Digby *et al.*, 2007). Además, los machos, al igual que las hembras, no tienen cópulas intersexuales o casi ninguna mientras viven con sus familias natales. Esto parece estar más relacionado con el hecho de evitar la endogamia que con la supresión intrasexual en relación al rango, y tampoco está asociado a la supresión de la testosterona o concentraciones de LH (French, Inglett & Dethlefs, 1989; Baker, Abbott & Saltzman, 1999; Ginther, Ziegler & Snowdon, 2001).

Los calitrícidos carecen de dimorfismo sexual (Yamamoto, Albuquerque, Lopes & Ferreira, 2008) y al igual que en otros platirrininos, las hembras no menstrúan ni muestran signos externos visibles de la ovulación. El comportamiento sexual puede tener lugar durante el ciclo ovárico o la preñez aunque es más común durante el periodo periovulatorio (Kendrick & Dixson, 1983; Converse, Carlson, Ziegler & Snowdon, 1995; Digby, 1999; De Vleeschouwer, Heistermann, Van Elsacker & Verheyen, 2000). Así pues, mientras los calitrícidos tienen el mayor potencial reproductivo anual de todos los primates antropoideos, el resultado de toda su vida reproductiva real está limitado por un tiempo de permanencia reproductiva relativamente corto, por las relativas altas tasas de mortalidad infantil y la supresión de la reproducción en los individuos socialmente subordinados (Tardif *et al.*, 2003).

Los calitrícidos presentan sistemas de crianza cooperativa en los cuales, tanto los padres como otros miembros del grupo, participan en el cuidado de las crías (Tardif *et al.*, 1993; Sánchez *et al.*, 1999). Los altos costes del cuidado de las crías (debido a que nacen gemelos, a las altas tasas de peso cría/madre y al solapamiento frecuente de la lactancia y preñez en algunas especies) se cree que son la clave que determina muchos aspectos del comportamiento de los calitrícidos, sobre todo el alto nivel de crianza cooperativa que realizan los jóvenes (Tardif *et al.*, 1993, 2002). En este sistema, padres, hermanos mayores, otros miembros de la familia y, en algunos casos, individuos no relacionados participan en la defensa de los recursos y el territorio, en el transporte y cuidado de las crías y en la compartición del alimento. Estos comportamientos son típicos de los calitrícidos, y sólo dos o en algunos casos

tres individuos reciben directamente la mayoría de los beneficios inmediatos de este sistema “cooperativo” (Digby et al., 2007).

Existen diferencias en los patrones de cuidado de las crías entre las distintas especies de calitricidos, incluyendo la latencia para la aparición de la conducta aloparental, el grado de implicación de la madre, y el tiempo total de ejecución (Tardif et al., 1993). En *L. rosalia* y *Callimico*, las madres suelen ser las únicas cuidadoras hasta las 3 primeras semanas de vida de las crías (Schradin & Anzenberger, 2001; Tardif et al., 2002; ver también Souza de Oliveira, Lopes, Alonso & Yamamoto, 1999 -una excepción en *L. chrysomelas*-). Sin embargo, en *Saguinus*, *Callithrix*, *Mico* y *Cebuella* los machos adultos y otros miembros del grupo pueden empezar a transportar a la cría el mismo día del nacimiento (Tardif et al., 2002). De hecho, en algunas especies los machos pueden realizar más cuidados que la propia madre (ej. -*S. oedipus*- Savage, Snowdon, Giraldo & Soto, 1996; -*S. fuscicollis*- Goldizen, 1987a, b), mientras que en otras especies las madres actúan ya sea como cuidadores primarios o como iguales (-*C. jacchus*- Digby, 1995a; Yamamoto & Box, 1997; -*M. humeralifer*- Rylands, 1986; -*Callimico*- Schradin & Anzenberger, 2001). Los cuidadores transportan a las crías la mayoría del tiempo y les suministran comida (Ferrari, 1987; Feistner & Price, 1990, 1991, 2000; Brown & Almond, 2004). Los miembros del grupo también colaboran en la defensa del territorio y de los recursos y comparten las tareas de vigilancia (Koenig & Rothe, 1991; Bales, Dietz, Baker, Miller & Tardif, 2000). Las crías tienen una relación diferente con cada cuidador y dicha relación cambia a lo largo del desarrollo (Locke-Haydon & Chalmers, 1983; Cleveland & Snowdon, 1984).

El grado de cuidado maternal también puede estar influenciado por el tamaño del grupo y la composición, el tamaño de la camada, y el peso de la madre (Tardif et al., 1993; Bales, French & Dietz, 2002).

Existen cuatro etapas diferenciadas en el desarrollo de los calitricidos: cría, juvenil, subadulto y adulto (Yamamoto, 1993). Las edades de cada estadio varían entre especies. Los individuos son considerados crías cuando tienen edades comprendidas entre 1-5 meses en *Cebuella* (Soini, 1988) y *Callithrix* (Ingram, 1977; Stevenson & Rylands, 1988), entre 1-7 meses en *Saguinus* (Cleveland & Snowdon,

1984) y entre 1-4 meses en *Leontopithecus* (Hoage, 1982). Después pasan a ser juveniles con rangos de edad de 5-12 meses en *Cebuella* (Soini, 1988), 5-10 meses en *Callithrix* (Ingram, 1977; Stevenson & Rylands, 1988), 7-14 meses en *Saguinus* (Cleveland & Snowdon, 1984) y 4-9 meses en *Leontopithecus* (Hoage, 1982). Una vez pasado el estado adolescente, llegan a la etapa de subadulto la cual se extiende entre los 12-16 meses en *Cebuella* (Soini, 1988), entre los 10-15 meses en *Callithrix* (Ingram, 1977; Stevenson & Rylands, 1988), entre los 14-21 meses en *Saguinus* (Cleveland & Snowdon, 1984) y entre los 9-12 meses en *Leontopithecus* (Hoage, 1982). A partir de este momento, son considerados adultos jóvenes.

Unos segundos después del nacimiento, las crías de calitricidos, que normalmente son gemelos, son capaces de agarrarse al pelo de la madre y alcanzan la mama entre 2 y 20 minutos después del nacimiento (-*C. jacchus*- Rothe, 1978). Las crías que no están sanas no reciben ninguna atención especial y si no logran aferrarse, se les permite caer. Si la cría es incapaz de moverse o vocalizar, la madre muestra muy poco interés en ella abandonándola a morir (Rothe, 1975; Price, 1990b).

Hasta la tercera semana de vida, las crías son transportadas todo el tiempo por varios miembros de la familia (*Cebuella*, *Callithrix* y *Saguinus*) o exclusivamente por la madre (*Leontopithecus*) (Yamamoto, 1993). Al principio de la cuarta semana, las crías muestran un mayor interés en su ambiente físico, dejando a los cuidadores de forma espontánea y tocando, oliendo, chupando y royendo objetos (Yamamoto, 1993). Las primeras interacciones sociales comienzan mientras las crías están aún en la espalda del transportador. Las crías son transportadas hasta las semanas 8-12 (Yamamoto, 1993). Existen evidencias de que las tasas de independencia son diferentes para los tamarinos y marmosetes, siendo los primeros los que muestran un periodo de transporte más largo (Tardif, Carson & Gangaware, 1986). El destete tiene lugar entre las semanas 8-15, aunque las crías comienzan a probar alimento sólido mucho antes, ya sea directamente o a través del robo o compartición de alimento (Yamamoto, 1993). La compartición puede ser pasiva (todas las especies) o activa (en algunas especies, ej. -*S. oedipus*- Cleveland & Snowdon, 1984; -*Leontopithecus rosalia*- Brown & Mack, 1978; Hoage, 1982); -*Callithrix flaviceps*-

Ferrari, 1987). La compartición y el robo de alimento parece ser un inicio de la alimentación autónoma y ya un poco después (semanas 4-8), las crías comen sin ayuda (Yamamoto, 1993). En esta edad, las interacciones sociales con otros miembros del grupo ocurren frecuentemente, a través del espulgamiento (“*grooming*” o “*allogrooming*”), el juego social y el contacto físico (Yamamoto, 1993). El juego solitario aparece antes del juego social, y es probablemente una manera de llegar a conocer y explorar el ambiente físico, así como, de desarrollar las habilidades físicas en la cría (Yamamoto, 1993). Algunos comportamientos agonísticos tales como la piloerección parcial, las vocalizaciones “*ehr-ehr*” y el aplanamiento de los mechones de la cabeza (“*tufts flattened*”), pueden aparecer en una frecuencia baja, combinados con marcajes anogenitales (Yamamoto, 1993). Las otras etapas (juvenil, subadulto y adulto) no han sido estudiadas tan a fondo como el desarrollo de la cría y los cambios que se atribuyen a cada una de ellas son más cuantitativos que cualitativos. Es decir, estos cambios conductuales aparecen más frecuentemente y de forma más consistente y en un contexto funcional a medida que se van desarrollando los individuos (Yamamoto, 1993).

En la etapa juvenil el animal pesa entre 75-77% del peso del adulto (Hoage, 1982; Snowdon & Soini, 1988). La tendencia a interactuar con otros miembros del grupo además de con los padres se enfatiza. El juvenil es capaz de solicitar espulgamiento o espulgar a otros con destreza (Hoage, 1982; Snowdon & Soini, 1988; Stevenson & Rylands, 1988). El juego social se vuelve más violento e incluye a otros hermanos normalmente y al padre de forma ocasional. También en esta etapa, se pueden dar peleas entre gemelos, las cuales determinarán más adelante diferencias en el estatus (Stevenson & Poole, 1976; Kleiman, 1979; Sutcliffe & Poole, 1984). Normalmente, en esta época tiene lugar un gran cambio en la composición grupal: el nacimiento de nuevas crías. Los juveniles muestran interés en las crías, olfateándolas, acariciándolas con el hocico, espulgándolas y a veces, transportándolas y rechazándolas. Cuando las crías son un poco mayores, los juveniles juegan y comparten comida con ellas (Ingram, 1977; Hoage, 1982; Cebul y Eppel, 1984). Los patrones relacionados con el comportamiento sexual también

pueden manifestarse, tales como la monta de hermanos jóvenes y la investigación genital de hermanos y padres (Abbott, 1978; Hoage, 1982).

En la etapa de subadulto, el individuo pesa el 82% del peso del adulto y ya domina la mayor parte del repertorio conductual del adulto. El marcaje anogenital aparece regularmente y el marcaje esternal puede ser observado por primera vez (Kleiman & Mack, 1980; Hoage, 1982; French & Cleveland, 1984). También, a esta edad, se manifiestan los patrones de comportamiento agonísticos, incluida la piloerección, el movimiento rápido de los mechones de la cabeza (“*tuft-flicking*”), y el caminar arqueados (“*arch-walking*”) (Rathbun, 1979; Hoage, 1982). Si ocurre el nacimiento de un nuevo par de gemelos, como subadulto el individuo participa mucho más en el transporte de la cría de lo que lo hacía cuando era juvenil (Ingram, 1977; Cleveland & Snowdon, 1984). Alcanzan la pubertad con la ovulación en las hembras y con un aumento del tamaño de los testículos en los machos (*-C. jacchus-* Abbott, 1978; Abbott & Hearn, 1978), pero a esta edad aún no pueden concebir (Yamamoto, 1993). Los calitricidos son considerados adultos a una edad que varía entre los 12 y 21 meses, cuando adquieren el tamaño y la apariencia de adulto. A esta edad alcanzan la madurez sexual, siendo así capaces de reproducirse (Abbott, 1978). No obstante, mientras permanecen en el grupo familiar, no muestran cambios comportamentales o evidencia alguna de ser maduros sexualmente. Sólo cuando se emparejan muestran cambios conductuales sexuales, agresivos y de marcaje (Epplé & Katz, 1980; Epplé, 1981; Tardif, 1983; Epplé & Alveario, 1985).

1.2. Características del Marmosete Común (*Callithrix jacchus*)

El marmosete común (*Callithrix jacchus*) se distribuye por un amplia área del este de Brasil (Groves, 2001), por los bosques de la costa atlántica ya sean bosques secos o de galería (Rylands *et al.*, 1993). Igualmente, puede llegar a prosperar en hábitats tan improbables como parques, patios e incluso las plantaciones de coco (Rylands & de Faria, 1993). Son frugívoros pero también son considerados gumívoros ya que se alimentan de exudados cuando la fruta es escasa debido a la estación seca (Digby *et al.*, 2007). Su fuente proteica son los insectos (Stevenson & Poole, 1976) y también pueden alimentarse de hongos (Alonso & Langguth, 1989). Esta capacidad de explotar exudados sistemáticamente como un sustituto de la fruta durante todo el año permite a los marmosetes ocupar hábitats muy estacionales en los que los tamarinos pueden ser incapaces de sobrevivir. Estos hábitats incluyen no sólo los ecosistemas boscosos del Cerrado, Caatinga, los biomas de Chaco y las sabanas amazónicas, sino también a los bosques que han sufrido una intensa perturbación antropogénica.

Callithrix jacchus ocupa áreas de distribución menores de 10 ha y tiene densidades de población altas (Digby *et al.*, 2007) en comparación con otros marmosetes con áreas de distribución mayores y densidades de población más bajas (ej. -*C. aurita*, 35,3 ha- Ferrari, Corrêa & Coutinho, 1996).

Normalmente, el peso de un adulto de marmosete común en libertad oscila entre 300 y 350 g (Tardif, Power, Oftedal, Power & Layne, 2001). En cautividad, pueden pesar entre 400-600 g (Poole & Evans, 1982). Machos y hembras son de tamaño similar aunque los machos pueden tener un peso ligeramente mayor. Las hembras miden de media 185 mm y los machos 188 mm (Rowe, 1996).

El marmosete común se distribuye en pequeños grupos de 3 a 16 individuos (Barreto, 1996; Digby & Barreto, 1996; Lazaro-Perea *et al.*, 2000; Faulkes, Arruda & Monteiro Da Cruz, 2003). Existen evidencias de estudios recientes que muestran que tienen una estructura social que se mueve alrededor de una unidad estable, una unidad familiar extensa con pocos individuos reproductores dominantes y un comportamiento de apareamiento flexible (Digby & Barreto, 1993; Digby, 1995b;

Ferrari & Digby, 1996; Sussman, 2000). Aunque siempre se ha pensado que son monógamos por el hecho de que la estructura familiar en condiciones de cautividad es la más estable, se ha demostrado que el sistema de apareamiento varía desde la monogamia a la poliandria e incluso poliginia en libertad (Digby, 1995b; Nievergelt *et al.*, 2000).

En cautividad, en presencia de la hembra dominante, las hembras sin relación genética en el grupo no ovulan y son incapaces de reproducirse, pero las hijas de la hembra dominante pueden llegar a exhibir ciclicidad ovárica incluso sin aparearse (Abbott, 1984; Ziegler y Sousa, 2002). Sin embargo, las hijas no suelen manifestar un comportamiento sexual a menos que tengan acceso a un macho sin parentesco con ellas (Saltzman, 2003; Saltzman, Pick, Salper, Liedl & Abbott, 2004). La anovulación en hembras subordinadas está mediada por la supresión de la secreción de la hormona luteinizante (LH) de la hipófisis anterior, que se asocia con una mayor retroalimentación negativa y con una disminución de los efectos de retroalimentación positivos del estrógeno. La secreción hipotalámica de la hormona liberadora de gonadotropina (GnRH), no parece estar alterada por la subordinación social, lo que sugiere que la capacidad de respuesta hipofisaria a la GnRH puede estar disminuida (Abbott *et al.*, 1997).

Los ciclos ováricos en *Calithrix jacchus* duran aproximadamente 28 días (Harlow, Gems, Hodges & Hearn, 1983; French & Stribley, 1985) y en las hembras reproductoras, el número de ovulaciones correlaciona con su masa corporal y esto puede variar en respuesta a su estado nutricional (Tardif *et al.*, 2003).

La gestación dura alrededor de 5 meses (-143 días: Jaquish, Toal, Tardif & Carson, 1995 - o -144 días: Hearn, 1986-). Los marmosetes tienen un inusual patrón de desarrollo y crecimiento prenatal que implica un periodo quiescente, en gran medida, desde la implantación en los días 11-13 (Hearn, Gidley-Baird, Hodges, Summers & Webley, 1988) hasta aproximadamente el día 50, sin comenzar así la etapa fetal hasta aproximadamente el día 80 (Tardif *et al.*, 2003). Aunque el ritmo de organogénesis es similar en los marmosetes y los seres humanos, la iniciación del proceso está claramente retardado en los marmosetes (Merker, Sames, Csato, Heger & Neubert, 1988).

En cautividad, los marmosetes tienen camadas que varían de una a tres crías y ocasionalmente, son de cuatro o cinco crías (Tardif & Bales, 2004), aunque el tamaño más común de camada son dos crías (gemelos) (Tardif *et al.*, 2003). Los gemelos suponen normalmente más del 20 % del peso total de la madre (Snowdon & Ziegler, 2007). Tras los siguientes 10-20 días después del parto, las hembras pueden ovular de nuevo dando lugar a la siguiente preñez (Lunn & McNeilly, 1982; Sussman, 2000; Tardif *et al.*, 2003), pudiéndose dar dos nacimientos al año (Lunn & McNeilly, 1982; Stevenson & Rylands, 1988). Las grandes demandas de la gestación y la lactancia así como las dificultades mecánicas de transportar a dos crías pesadas hacen que para las hembras resulte complicado cuidar a las crías ellas solas (Stevenson & Rylands, 1988; Rothe, Koenig & Darms, 1993; Tardif *et al.*, 1993; Kinzey, 1997). El periodo de lactancia dura alrededor de 75 días, aunque la ingesta de alimentos sólidos comienza en torno al día 30 (Tardif *et al.*, 2001). Nievergelt y Martin (1998) observaron que las hembras en cautiverio pueden aumentar la ingesta energética diaria durante la lactancia en un 100% y pierden una cantidad modesta de peso corporal (~ 8%) cuando están criando gemelos. Por tanto, la presencia de ayudantes no reproductores en el grupo es vital (Yamamoto *et al.*, 2008).

Se ha sugerido que existen diferentes factores que han promovido la aparición de la crianza cooperativa y el cuidado parental, como son: (1) la falta de oportunidades para reproducirse fuera del grupo (Emlen, 1982; Wasser & Barash, 1983; Sussman & Garber, 1987; Baker, 1991; Abbott *et al.*, 1993); (2) el aumento del fitness inclusivo (Wasser & Barash, 1983; Terborgh & Goldizen, 1985; Goldizen, 1988; Baker, 1991; Snowdon & Ziegler, 2007); (3) ganar experiencia en la crianza (Epple, 1975; Tardif, Richter & Carson, 1984; Goldizen, 1988; Baker, 1991; Abbott *et al.*, 1993; Snowdon & Ziegler, 2007); (4) mantener la pertenencia al grupo, con la posibilidad de éxito reproductivo en el futuro (Wasser & Barash, 1983; Baker, 1991; Snowdon & Ziegler, 2007); y (5) en el caso de los machos, las ventajas de la coemigración con las crías (Baker, 1991). Además, Rylands (1982) y Price (1990a) sugirieron que el transporte de crías puede ser una estrategia de cortejo de los machos.

Inmediatamente después del nacimiento, el macho reproductor y presunto padre de las crías comienza a transportarlas y se inician los cuidados ofrecidos por el padre, la madre y otros miembros del grupo (Yamamoto, 1993). No todos los miembros del grupo contribuyen en este sistema de crianza cooperativa de la misma manera. Los miembros de más edad transportan a las crías más a menudo (ej. Tardif, Carson & Gangaware, 1992; Yamamoto & Box, 1997) y comparten más alimentos con las crías que los ayudantes más jóvenes (ej. Ferrari, 1987; Feistner & Price, 1990).

Durante las primeras semanas de vida las crías son dependientes de los cuidadores (hasta la semana 4) y éstos son extremadamente tolerantes con ellas (Yamamoto, 1993). En los cortos periodos de tiempo que no están siendo transportadas, las crías exploran su ambiente físico a través del juego solitario (Yamamoto, 1993). La madre limita sus cuidados a la lactancia y transporta menos a las crías que el padre y las rechaza más (Arruda, Yamamoto & Bueno, 1986). En los grupos en libertad los machos adultos transportan más a las crías que las hembras adultas (Yamamoto *et al.*, 2008). La implicación del macho reproductor en el cuidado de las crías incluye el transporte y espulgamiento desde las primeras semanas y más tarde, la compartición de alimento, juego, protección y defensa de las crías. Como consecuencia, la madre pasa considerables periodos de tiempo sin estar con las crías y así puede alimentarse e interactuar con los hermanos mayores (Ingram, 1977). A partir de la semana 5 se inicia el proceso de independencia. Durante las semanas siguientes, el tiempo en que están siendo transportadas disminuye gradualmente y las crías comienzan a desarrollar comportamientos relacionados con la locomoción y la coordinación y comienzan a exhibir un comportamiento de juego (Stevenson & Rylands, 1988). Aunque siguen siendo transportadas casi la tercera parte del tiempo, las crías empiezan a bajarse de sus cuidadores de forma espontánea en periodos cortos (Yamamoto, 1993). Los cuidadores empiezan a mostrarse menos tolerantes aumentando la frecuencia de rechazos (Yamamoto, 1993). Parte del tiempo en que no están siendo transportadas están cerca y/o en contacto físico con los cuidadores (Yamamoto, 1993). Hacia el final del periodo de independencia, sobre las semanas 8-10, comienza el destete, pero las crías inician la ingesta de alimento sólido mucho

antes (sobre la semana 4) y son capaces de comer por sí mismas desde las semanas 5-6 (Yamamoto, 1993). La actividad más frecuente es el juego solitario, pero también están presentes el juego social y el espulgamiento que reciben las crías (Yamamoto, 1993). A partir de la semana 12, las crías son bastante independientes (Yamamoto, 1993). Alrededor de los tres meses de edad, las crías están casi completamente destetadas y son capaces de alimentarse por sí mismas, aunque no roen sus propios agujeros para alimentarse de los exudados, sino que lamen los agujeros creados por el resto de individuos del grupo (Stevenson & Rylands, 1988). La etapa de la infancia se prolonga hasta los cinco meses de edad y es seguido por el período juvenil, que dura entre 5 y 10 meses (Stevenson & Rylands, 1988; Yamamoto, 1993). A los 5 meses el marmosete común alcanza el 75 % del peso del adulto. La interacción con otros miembros del grupo además de los padres se ve incrementada. El juego solitario, que en las etapas anteriores era la actividad más frecuente, es reemplazado por el espulgamiento recibido (Yamamoto, 1993). Durante el período juvenil, suele nacer otra camada, por lo que esta etapa también se caracteriza por el transporte de las nuevas crías y el juego con ellas (Yamamoto, 1993). La etapa de subadulto comienza a los 10 meses y se caracteriza por el repertorio completo de comportamientos adultos, así como la pubertad. A los 15 meses, han alcanzado su peso adulto y son capaces de reproducirse, pero no se reproducen hasta que las condiciones sociales son adecuadas (Yamamoto, 1993). Las categorías de edad se distribuyen, por tanto, de la siguiente manera: de 0 a 5 meses se les considera crías, de 5 a 10 meses juveniles, de 10 a 15 meses subadultos y los individuos mayores de 15 meses son adultos (Yamamoto, 1993). El nacimiento de nuevos hermanos normalmente ocurre en cada etapa de edad y el individuo interactúa con ellos en relación a su edad: más juego y compartición de alimento cuando es más joven y transporte y contacto cuando es mayor (Yamamoto, 1993). La presencia de hermanos mayores es un factor importante en la expresión del cuidado parental. La mayoría de autores sugieren que es la madre la que está principalmente influenciada por el tamaño de grupo, reduciendo así la cantidad de cuidados cuando hay otros cuidadores disponibles (Ingram, 1977) y aumentando los cuidados que realiza en ausencia de cooperantes o en el caso de que disminuyan los

cuidados por parte del padre (Arruda *et al.*, 1986; Yamamoto, Arruda & Bueno, 1987; Yamamoto, 1990).

La pareja reproductora es dominante sobre el resto de los miembros del grupo y los individuos mayores son dominantes sobre los más jóvenes. El sexo no parece influir en el estado de dominancia (Digby, 1995b).

1.3. Efecto del nacimiento de hermanos: El Conflicto Parento-filial.

Muchos animales crecen en compañía de hermanos ya sea de la misma o de diferente edad, por tanto, se puede esperar que las relaciones entre ellos formen una parte importante de su ambiente de desarrollo (Mock & Parker, 1997). Más concretamente, las relaciones entre hermanos pueden jugar un papel significativo en la conformación de los fenotipos individuales, tanto a nivel morfológico como fisiológico o conductual (Mock & Parker, 1997).

En los ambientes de desarrollo compartidos, la competencia por los recursos que son limitados se considera un mecanismo particularmente importante que modela las diferencias del desarrollo entre hermanos (Mock & Parker, 1997).

La competencia entre hermanos ha sido ampliamente estudiada en aves y cada vez hay más estudios en mamíferos que ponen de manifiesto las diferencias existentes entre los sistemas de aves y mamíferos. En estos últimos, se ha observado que hay un mayor contacto entre las crías y la madre, además, puede haber influencia en el desarrollo de otros individuos y en la fisiología de la madre desde que las crías están en el útero y la lactancia supone una situación de crianza muy distinta a la alimentación de las crías en aves (Hudson & Trillmich, 2007). Un ejemplo de la investigación llevada a cabo en este campo sobre aves es el estudio de la influencia de la competencia entre hermanos en la proporción de sexos en polluelos de aves sexualmente dimórficas (Bortolotti, 1986). En este estudio, se observó que la secuencia de eclosión de los huevos en diferentes rapaces (*Aquila chrysaetos*, *Haliaeetus leucocephalus*) era dependiente del sexo y estaba regulada de forma indirecta por la competencia entre hermanos. Por ello, la secuencia más común era la eclosión primero de las hembras y posteriormente de los machos ya que la mortalidad en el nido era mayor si ocurría de manera inversa. En el caso de mamíferos, las relaciones tempranas entre hermanos pueden contribuir potencialmente a las diferencias individuales morfológicas, fisiológicas y de comportamiento como ha sido demostrado en los conejos europeos domésticos y salvajes, y más recientemente en ratas de laboratorio, ratones y gatos domésticos y dichas diferencias de comportamiento a largo plazo se podrían considerar parte del

estilo conductual de un animal (Hudson, Bautista, Reyes-Meza, Montor & Rödel, 2011).

Aunque la presencia de hermanos y la competencia entre ellos ha sido un tema ampliamente estudiado en diversos grupos de animales como ha sido explicado anteriormente, hay poca literatura acerca del efecto del nacimiento de hermanos sobre los juveniles y no ha sido abordado recientemente en investigaciones.

En primates, el nacimiento de hermanos ha sido descrito como un acontecimiento extremadamente disruptivo para los juveniles (Rickenbach & Dolhinow, 1991- *Presbytis entellus*-; Achenbach & Snowdon, 1998- *Saguinus oedipus*-; Schino & Troisi, 2001- *Macaca fuscata*-; DeVinney, Berman & Rasmussen, 2001 y 2003- *Macaca mulatta*-) que puede dar lugar a cambios en el comportamiento y las relaciones sociales (Achenbach & Snowdon, 1998; Schino & Troisi, 2001; DeVinney *et al.*, 2001, 2003), además, de dar la oportunidad a los juveniles de interactuar con las nuevas crías (Brent, Bramblett, Bard, Bloomsmith & Blangero, 1997- *Pan troglodytes*-; Achenbach & Snowdon, 1998).

El nacimiento de hermanos ocurre normalmente cuando la cría aún es dependiente de su madre tanto emocional como socialmente, incluso aunque sea nutricionalmente independiente (Schino & Troisi, 2001). Los cambios en el comportamiento de los juveniles tras el nacimiento de las crías suelen verse reflejados en reducciones en el juego, aumento en la proximidad a los padres y aumento del conflicto con los padres (Achenbach & Snowdon, 1998; Schino & Troisi, 2001; DeVinney *et al.*, 2001, 2003).

DeVinney *et al.* (2001, 2003) estudiaron el efecto del nacimiento de hermanos sobre el comportamiento de los juveniles desde tres perspectivas teóricas: la Teoría del Apego (Bowlby, 1969), la Teoría del Conflicto Parento-filial (Trivers, 1974) y los Modelos de Evaluación Dinámica de las relaciones parento-filiales (Bateson, 1994). Estos autores observaron que hubo reducciones en los cuidados maternos y un aumento marcado de la agresión materna, pero los juveniles mostraron poco estrés. Por ello, sugirieron que la agresión materna sirvió como una señal en relación a la disminución de los cuidados y que los juveniles asumieron esa reducción de la atención exhibiendo una mayor independencia. Su conclusión fue que estos

resultados estarían en concierto con las predicciones que sugieren los Modelos de la Evaluación Dinámica más que con las predicciones de la Teoría del Apego o la Teoría del Conflicto Parento-filial.

Bowlby (1969) conceptualizó el apego entre las crías y sus padres como una relación en la cual las crías usan a uno o algunos adultos preferidos como una base segura desde la cual explorar y sentirse a salvo. El apego implica una relación duradera con (al menos) una entidad específica –el objeto de apego- que incide en las percepciones, recuerdos y (sobre todo) las motivaciones y emociones del individuo que tiene dicho apego. El apego emocional es un constructo hipotético inferido de medidas del comportamiento y de medidas fisiológicas. Estas medidas constituyen el criterio operacional del apego (Mason & Mendoza, 1998). Algunos de los índices más claros de apego son espaciales, es decir, el apego es expresado en propinquidad: proximidad, seguimiento, búsqueda de cercanía y contacto con el objeto de apego, elegir estar cerca del objeto de apego por encima de otros (Mason & Mendoza, 1998). Otros criterios operacionales importantes son los signos de agitación y estrés conductuales y fisiológicos cuando el individuo es separado forzosamente del objeto de apego, la reducción de estos signos tras la reunión con la figura de apego y la capacidad del objeto de apego de mitigar las repuestas de estrés ante estímulos que suponen una amenaza o miedo (Mason & Mendoza, 1998).

Bowlby (1973) clasificó en tres fases las respuestas ante la separación de la madre a partir de estudios en niños menores de tres años. La primera fase es la de protesta y se caracteriza por lloros y agitación y ocurre inmediatamente después de la separación. Cuando la separación continúa, se desarrolla la fase de desesperación, caracterizada por una actividad reducida y aislamiento social. En esta fase, el niño puede establecer nuevas relaciones sociales con otras personas. Tras la reunión con la madre, se produce la fase de desapego en la que el niño muestra rechazo y hostilidad hacia la madre. Además de estas tres fases distintas, el niño también muestra un comportamiento ambiguo seguido al desapego: por un lado, el niño requiere la presencia de la madre o llora si ella se va, mientras que por otro lado, muestra rechazo o un comportamiento hostil hacia la madre (Bowlby, 1973). Muchas investigaciones en macacos (*Macaca sp*) han puesto de manifiesto que en

este caso existe una respuesta bifásica de las crías ante la separación de la madre: el movimiento agitado y la posterior depresión conductual, estas fases son consistentes, respectivamente, con las fases de protesta y desesperación en humanos (Hinde & Spencer-Booth, 1971; Laudenslager, Held, Boccia, Reite & Cohen, 1990; Boccia, Reite & Laudenslager, 1991). Sin embargo, no existen evidencias de que en los primates no-humanos se de una fase de desapego tras la reunión con el objeto de apego (Mineka & Suomi, 1978; Mason & Mendoza, 1998; Nakamichi, Silldorff & Sexton, 2001). A partir de los estudios sobre el apego en primates no-humanos se ha sabido que las crías pueden desarrollar vínculos de apego con individuos u objetos distintos de la madre (Mason & Kenny, 1974), que las madres a menudo forman un vínculo de apego recíproco con sus crías (Mendoza, Coe, Smotherman, Kaplan & Levine, 1980) y que las relaciones entre la cría y otros individuos diferentes a la madre también pueden ser caracterizadas como apego (Mendoza & Mason, 1986).

La Teoría del Apego, por tanto, está relacionada con la separación psicológica de una cría de su madre (como sería en el caso del nacimiento de nuevas crías), es decir, con la ruptura del vínculo o con la separación parcial de la madre por lo que se predice que se obtengan respuestas similares a las observadas en estudios de separación física de las madres (DeVinney *et al.*, 2001; Schino & Troisi, 2001). En este caso, si la madre fuera la causante de la separación, es decir, la responsable de la disminución del contacto y la proximidad con los juveniles una vez que han nacido las nuevas crías, se esperaría que estos exhibieran comportamientos relacionados con el restablecimiento del vínculo (DeVinney *et al.*, 2001). Estudios con primates no humanos, sobre todo con crías de monos ardilla (*Saimiri sp*) y macacos (*Macaca sp*), han demostrado que la separación de las figuras de apego activan todos los grandes sistemas de respuesta fisiológica y comportamental al estrés (Mineka & Suomi, 1978; Reite & Capitano, 1985; Kraemer, 1992; Coe, 1993; Hennessy, 1997). Así mismo, los experimentos de separación han demostrado que el mejor predictor de la respuesta de la cría a la separación es la calidad de la relación con su madre antes de la separación (Schino & Troisi, 2001). Por tanto, las crías que tienen una relación más tensa con la madre (menos contacto y, por ello,

inseguridad en el apego) tienden a manifestar estrés en ausencia de la madre (Hinde & Spencer-Booth, 1970; Hinde, 1974).

Por otro lado, la Teoría del Conflicto Parento-filial (Trivers, 1974) también ha sido aplicada en los estudios del efecto del nacimiento de hermanos (DeVinney *et al.*, 2001). Trivers (1974) sugirió que se esperaría la existencia de un desacuerdo entre padres e hijos sobre la duración del periodo de inversión parental, la cantidad de inversión parental que los padres deben ofrecer y sobre las tendencias de la descendencia a mirar por su supervivencia o por la de otros familiares. Los padres, al compartir la misma cantidad de genes con todos sus hijos ($r_0=1/2$) van a intentar repartir los cuidados de tal manera que favorezcan la supervivencia de todos ellos, pero cada uno de los hijos demandará los máximos cuidados para sí mismos favoreciendo su propia supervivencia en detrimento del resto. El conflicto parento-filial se plantea como un conflicto genético que supone una divergencia de los intereses de las crías y los padres, en el que las crías van a demandar los máximos cuidados posibles para favorecer su supervivencia compitiendo con sus hermanos mientras que los padres van a procurar invertir en todos sus hijos por igual asegurando la supervivencia de todos para maximizar su éxito reproductor; esto se va a manifestar como un conflicto conductual (Trivers, 1974). Además, Trivers (1974) sugirió que los juveniles debían imitar o mimetizar etapas tempranas del desarrollo para provocar niveles altos de cuidado parental que habitualmente se dan a individuos más jóvenes. La Teoría del Conflicto Parento-filial ve esta transición (el nacimiento de hermanos) potencialmente como un cambio en la distribución de la inversión parental del juvenil a las crías. Esto podría predecir el aumento del conflicto entre la madre y el juvenil si el juvenil empieza a usar señalización para provocar más inversión de la que la madre está “preparada” para dar (DeVinney *et al.*, 2001). Los conflictos conductuales entre padre e hijos en primates no-humanos han sido observados en diferentes contextos tales como el descanso (Horr, 1977), la alimentación (Altmann, 1980), la lactancia y los tránsitos (Horvat & Kraemer, 1982), y la reanudación del apareamiento por parte de la madre (Gomendio, 1991; Schino, Majolo, Ventura & Troisi, 2001).

La primera objeción y la más exhaustiva a la Teoría del Conflicto Parento-filial fue, según Maestripieri (2002), la propuesta por Altmann (1980) en su Modelo de los Presupuestos del Tiempo Materno ("*the Model of Maternal Time Budgets*"), donde cuestiona que el conflicto conductual madre-cría en primates necesariamente refleje un conflicto evolutivo subordinado de intereses sobre la inversión parental. Altmann (1980) argumentó que los rechazos de la madre y las rabietas de las crías reflejan más bien un proceso de condicionamiento mediante el cual las madres enseñan a sus crías a no solicitar acceso al pezón en momentos inoportunos como, por ejemplo, mientras se alimentan o caminan, lo que posteriormente Maestripieri (2002) ha reformulado como Hipótesis de la Temporización. Altmann (1980) planteó la hipótesis de que estos cambios pueden tener una relación casual con conflictos conductuales y que los rechazos maternos sirven para condicionar a la cría al momento apropiado para el contacto y la lactancia en lugar de fomentar la independencia nutricional o de locomoción de la cría *per se*. Por lo tanto, en su opinión, a pesar de que los rechazos maternos inicialmente puedan dar lugar al estrés y las rabietas de las crías, éstas aprenden pronto a reestructurar sus horarios para obtener atención sin interferir en el mantenimiento de las actividades de su madre (Maestripieri, 2002).

Por otra parte, Altmann (1980) sugirió que el conflicto conductual de los primates puede haber evolucionado sin necesidad de que exista un conflicto genético de interés como resultado de la inmadurez de las crías al nacer, de su largo período de dependencia, así como, de las condiciones cambiantes en las que la crianza y el desarrollo se llevan a cabo durante toda la vida, incluyendo el hecho de que las crías necesitan ajustar su comportamiento a los cambios de las actividades de las madres. Además, entre los animales que conviven en grupos sociales, la cooperación y el compromiso en las interacciones parento-filiales pueden formar una base de desarrollo útil para la organización del grupo y la cohesión entre los adultos y servir como un modelo para la resolución de situaciones de conflicto potencial entre los adultos. Sin embargo, la resolución a través de conflictos puede ser, generalmente, más apropiado para las especies que son más solitarias y territoriales (Maestripieri, 2002).

Maestripieri (2002), en su revisión de estudios en primates sobre la existencia o no de conflicto parento-filial, concluyó que aunque la Teoría del Conflicto Parento-filial no estaba apoyada inequívocamente en todos los estudios, era prematuro decir que el conflicto comportamental parento-filial no refleja un conflicto evolutivo de intereses subordinado sobre la inversión parental. Los padres y los hijos comparten la mitad de sus genes, y si se toma de forma extrema, el conflicto conductual podría ser perjudicial para ambos. Sin embargo, su punto óptimo de inversión parental será probablemente diferente. Por lo tanto, la idea de que los padres y los hijos cooperan y se comprometen no es incompatible con la ocurrencia de conflicto sobre la inversión parental (Maestripieri, 2002).

Por último, los Modelos de Evaluación Dinámica (*“dynamic assessment models”*) de las relaciones parento-filiales (Bateson, 1994) proponen que más que el conflicto, la cooperación y el compromiso deben prevalecer entre padres e hijos por encima de los niveles de cuidado. Durante el desarrollo de las crías los padres van reduciendo la inversión dando claves en función de su habilidad de proveer cuidados, mientras la descendencia ofrece señales honestas en función de su condición de necesidad de los recursos y ambos se monitorizan entre sí, así como a las condiciones ambientales, respondiendo dinámicamente.

Según Bateson (1994), en estadios tempranos del desarrollo postnatal, donde las crías necesitan una mayor inversión parental, cuanto mayor es su demanda hacia la madre, más probable es que sobrevivan a corto plazo. Según van desarrollándose, la relación entre la demanda y la supervivencia decrece. Aunque, la probabilidad total de que la descendencia sobreviva no sólo depende de la lactancia sino también del cuidado materno tras el destete. Cuanto más demanda la descendencia antes del destete, menos probabilidades tiene de sobrevivir tras el destete a largo plazo. Además, Bateson (1994) apunta que para que la descendencia adopte un fenotipo que sea apropiado para el ambiente en el cual tendrá que valerse por sí misma, debe responder a la información ofrecida por la madre. Por ejemplo, en la preparación para el destete, es necesario que las crías estén receptivas a las señales que les ofrece la madre al final del periodo de lactancia para que se produzcan los cambios intestinales anatómicos y fisiológicos necesarios para la absorción de los nutrientes

que provienen del alimento sólido; si no fuera así, se vería comprometida su supervivencia. Además, Bateson sugirió que el conflicto entre la madre y su descendencia en muchas especies de animales no tiene que aparecer necesariamente en la etapa de destete sino que puede ocurrir en otros momentos del desarrollo. De hecho, las crías a menudo se involucran en riñas con sus padres que pueden durar incluso años (Maestripieri, 2001) y en cada etapa del desarrollo de las crías, puede haber varias áreas de conflicto con la madre (Simpson, Simpson & Howe, 1986).

Como réplica a Bateson (1994), Svensson (1995) mencionó que incluso aunque la madre y la descendencia se monitoricen mutuamente y habitualmente intercambien información ventajosa para ambos, su cantidad óptima de inversión parental debe ser diferente. Además, Svensson (1995) sugirió que las ideas sobre la monitorización y cooperación madre-cría y los hallazgos empíricos citados por Bateson (1994) no son necesariamente incompatibles con la Teoría del Conflicto Parento-filial.

Según DeVinney *et al.*, (2001) la alternativa de Bateson a la perspectiva de la Evaluación Dinámica Parento-filial podría predecir que las transiciones de las relaciones parento-filiales están determinadas por señales honestas mutuas en función de la habilidad de la madre de dar cuidados y en función de la necesidad de cuidados que tenga la descendencia. Por ello, se podría esperar que la descendencia que se encuentre en ambientes de bajo riesgo responda cooperativamente a las señales de la madre y acelere las tasas de desarrollo cuando las madres son incapaces de continuar con niveles altos de cuidado.

1.3.1. Efecto del nacimiento de hermanos en Primates

El efecto del nacimiento de hermanos ha sido estudiado en diferentes especies de primates desde distintas perspectivas (Rickenbach & Dolhinow, 1991- *Presbytis entellus*-; Brent *et al.*, 1997- *Pan troglodytes*-; Achenbach & Snowdon, 1998- *Saguinus oedipus*-; Schino & Troisi, 2001- *Macaca fuscata*-; DeVinney *et al.*, 2001, 2003- *Macaca mulatta*-).

Rickenbach y Dolhinow (1991) analizaron el comportamiento de varios grupos sociales grandes de langures (*Presbytis entellus*), con ambos sexos, multigeneracionales, tanto en libertad como en cautividad, en los cuales hubo nacimientos a lo largo del año. La muestra se compuso de 15 crías de 9 a 24 meses de edad, momento en el cual nacieron sus nuevos hermanos (la media del intervalo entre nacimientos fue de 15,5 meses). Como datos recopilaron frecuencias comportamentales y duraciones de conductas afiliativas, juego con los padres, juego solitario y otras categorías que fueron comparados con los correspondientes datos basales. El momento del año, el grado de parentesco (hermanos completos vs. medio hermanos) y el sexo de las nuevas crías no mostraron efectos significativos; mientras que el estilo maternal, la disposición basal de la cría, la edad y el sexo de la misma y la potencial disponibilidad de los adultos y los compañeros sociales inmaduros si parecieron jugar, predictiblemente, un fuerte papel en los perfiles comportamentales posteriores al nacimiento de las nuevas crías.

Brent *et al.* (1997) estudiaron la influencia de hermanos mayores en las interacciones sociales de 17 crías de chimpancé (*Pan troglodytes*) con edades comprendidas entre 6 y 24 meses, en libertad en el Parque Nacional de Gombe (Tanzania). En este caso, la cantidad de tiempo invertido en interacciones sociales (contacto, espulgamiento y juego) fue similar para crías con o sin hermanos mayores, así como el nivel total de interacciones sociales con la madre, aunque las crías con hermanos presentaban niveles menores de interacción con la madre y niveles más elevados de interacción con otros miembros del grupo durante el periodo de los 12 a los 18 meses de edad. En ambos grupos, con o sin hermanos, las crías redujeron el contacto con la madre a lo largo del tiempo pero en el caso del

grupo de crías con hermanos esta disminución fue más acusada, lo que fue explicado debido al aumento de las interacciones con otros miembros del grupo.

Schino y Troisi (2001) investigaron los cambios inducidos por el nacimiento de un hermano en la relación de los macacos japoneses (*Macaca fuscata*) de un año de edad con su madre y los compañeros del grupo y observaron que el contacto madre-juvenil, la proximidad y el espulgamiento sufrían un descenso drástico. Además, señalaron que los juveniles mostraban dos tipos de reacciones ante este evento: bien buscaban atención en otros compañeros del grupo y no mostraban signos de depresión o bien, no compensaban la reducción de la disponibilidad de la madre y manifestaban depresión. Por tanto, Schino y Troisi (2001) sugirieron que los juveniles que han pasado en contacto con su madre una cantidad importante de tiempo tenían menos probabilidades de manifestar depresión y que la seguridad en la relación de apego con la madre puede ser el factor que explique la relación entre el tiempo en contacto y la respuesta del juvenil al nacimiento de un hermano.

Así mismo, DeVinney *et al.*, (2001, 2003) estudiaron los cambios en las relaciones con la madre en 31 monos Rhesus (*Macaca mulatta*) juveniles en Cayo Santiago (Puerto Rico), durante 3 meses antes y 3 meses después del nacimiento de hermanos observando reducciones en contacto y proximidad con la madre, así como un aumento en las agresiones por parte de la madre de forma marcada inmediatamente después del nacimiento de hermanos. También hallaron signos leves de estrés (vocalizaciones y rabietas), aunque no de forma muy marcada, y un cambio hacia la madurez en las relaciones sociales al encontrar un aumento en el juego, espulgamiento y contacto con otros individuos distintos de la madre. Aunque los datos de DeVinney *et al.* (2001) no son definitivos para probar la Teoría de la Evaluación Dinámica Parento-filial (Bateson, 1994), sí que apoyarían dos de sus predicciones: los juveniles tienen igual o más responsabilidad que las madres en la disminución del contacto y la proximidad, y exhiben bajo estrés por el nacimiento de las crías. La tercera predicción que no fue probada es que las madres mostraran claves evidentes que indiquen que el periodo de inversión parental ha terminado, en este caso, estos autores opinan, que estas claves podrían estar representadas por los incrementos repentinos de la agresión materna tras el nacimiento de los hermanos,

aunque también podría ser la propia aparición de los nuevos hermanos o claves de la madre más imperceptibles.

1.3.2. Efecto del nacimiento de hermanos en Calitrícidos

Los resultados obtenidos en distintas especies de primates avalan la idea de que tras el nacimiento de las crías podría existir un conflicto entre los juveniles y los padres debido a la división del cuidado parental (Rickenbach & Dolhinow, 1991- *Presbytis entellus*-; Schino & Troisi, 2001- *Macaca fuscata*-; DeVinney *et al.*, 2001, 2003- *Macaca mulatta*-). Pero, a diferencia de otras especies de primates donde la madre es la principal cuidadora, en los calitrícidos la presencia de múltiples cuidadores podría disminuir el impacto de un evento potencialmente traumático como es el nacimiento de nuevas crías (Achenbach & Snowdon, 1998). Los calitrícidos viven en grupos familiares, con la madre, el padre y los hermanos mayores haciéndose cargo del cuidado de las crías (Ferrari, 1992; Price, 1992b; Rothe *et al.*, 1993; Bales *et al.*, 2002; Kostan & Snowdon, 2002; Washabaugh, Snowdon & Ziegler, 2002; Mills, Windle, Baker & Ridley, 2004; Fite *et al.*, 2005; da Silva Mota, Franci & de Sousa, 2006; Yamamoto *et al.*, 2008). El transporte de las crías es altamente costoso debido a que suelen nacer gemelos y la tasa de peso madre/cría es alta (Leutenegger, 1973), también por los gastos metabólicos (Sánchez *et al.*, 1999; Achenbach & Snowdon, 2002), y la movilidad reducida (Schradin & Anzenberger, 2001). Se ha sugerido que estas demandas energéticas y ecológicas derivadas del cuidado de dos crías pesadas son la razón para la existencia de un sistema de crianza cooperativa (Saito, Izumi & Nakamura, 2011). En las especies con crianza cooperativa existe una variedad de individuos que potencialmente pueden proveer de cuidados a las crías: las madres proveen obligatoriamente la lactancia pero el transporte de las crías puede ser realizado por el padre así como por los hermanos mayores o los ayudantes no emparentados (Kostan & Snowdon, 2002). En varias especies de tamarinos y marmosetes se ha observado que según aumenta el número de ayudantes dentro del grupo, la cantidad de tiempo que el padre transporta a las crías se ve reducido (McGrew, 1988; Price, 1992b; Santos, French & Otta, 1997). De hecho, los cuidadores deben mostrar coordinación conductual y atención ante indicios sociales en contextos nuevos ya que estas habilidades han sido seleccionadas para coordinar los cuidados de las crías entre múltiples miembros del grupo (Snowdon & Cronin, 2007). La transferencia de las crías de un cuidador a otro

está controlada no sólo por los cuidadores sino también por las propias crías, es decir, que las crías de forma espontánea pueden transferirse de un cuidador a otro (Tardif *et al.*, 2002). Por tanto, las crías tienen contacto pasivo y activo con otros individuos, no sólo con la madre, relativamente pronto después del nacimiento (Saito *et al.*, 2011). Las crías tienen una relación diferente con cada cuidador y va cambiando a lo largo del desarrollo de las mismas (Locke-Haydon & Chalmers, 1983; Cleveland & Snowdon, 1984). Por tanto, las crías pueden formar múltiples y variadas relaciones de apego con sus cuidadores (Maestripieri, 2003).

Como ya se mencionó anteriormente, los estudios en los que se aplica la hipótesis del apego (Bowlby, 1969) como marco teórico nos dan información acerca de cuáles son las principales figuras de apego para las crías y esta información es muy valiosa a la hora de estudiar el efecto del nacimiento de hermanos en los juveniles ya que esta situación se podría considerar análoga a una “separación psicológica” de las figuras de apego. Existen pocos estudios en calitricidos sobre el apego y los resultados son diferentes en cada especie. Cleveland y Snowdon (1984) observaron que las crías de *Saguinus oedipus* recibían diferentes porcentajes de transporte de cada miembro del grupo, siendo los padres y los hermanos machos adultos los que más cuidados proporcionaban. A medida que las crías se iban haciendo independientes, estas desarrollaban diferentes relaciones con cada miembro del grupo, jugando más con su gemelo o con los hermanos más cercanos en edad. Según Kostan y Snowdon (2002), estos resultados sugieren dos hipótesis: 1) que el apego puede ser más difuso en primates con crianza cooperativa con muchos familiares pudiendo servir como figuras de apego para las crías y 2) que los lazos fuertes de apego pueden ser desarrollados, con el apego primario dirigido hacia el miembro del grupo que está más involucrado en el transporte de la cría desde una edad temprana. En su trabajo con *Saguinus oedipus*, Kostan y Snowdon (2002) demostraron que los padres y hermanos mayores eran los objetos principales de apego y que los cooperantes no emparentados también se involucraban activamente en el cuidado de las crías, pudiendo servir como base segura cuando las crías se asustan. No obstante, en este estudio había más hermanos machos adultos y subadultos que hembras.

Estudios sobre la separación del padre en el marmosete común (*Callithrix jacchus*) han demostrado que las crías no muestran signos de depresión conductual tras la separación y que la madre se ocupa de ellas en ausencia del padre, por lo que la madre parece determinar la cantidad de transporte en función del número de transportadores, compensándolo en su ausencia (Arruda *et al.*, 1986). Sin embargo, en este estudio no había ayudantes adultos presentes, por lo que los efectos de múltiples transportadores sobre la respuesta de las crías a la separación del padre no pudo ser evaluada (Kostan & Snowdon, 2002). Por otro lado, Chalmers y Locke-Haydon (1986) encontraron que el marmosete común mostraba signos de estrés tanto cuando las crías estaban físicamente separadas de su familia, como cuando los miembros de la familia eran tratados con un agente tranquilizante que reducía la respuesta a las crías. Además, en otro estudio en *Callithrix jacchus* donde se analizó la respuesta de las crías de 10 meses de edad ante adultos de otros grupos, se observó que las crías se aproximaron de forma selectiva a sus padres y permanecieron más tiempo con ellos, lo que estaría mostrando una preferencia de las crías por sus padres frente a adultos de otros grupos (Saito *et al.*, 2011). Anteriormente, había sido sugerido que las crías de marmosete común ya eran capaces de reconocer tanto a sus madres como a sus padres pocos días o semanas después del nacimiento (Tardif *et al.*, 2002; Zahed, Prudom, Snowdon & Ziegler, 2008). Sin embargo, en el estudio de Saito *et al.* (2011), las crías de 4 semanas en su preferencia por los progenitores frente a los no-progenitores sólo parecían mostrar esta preferencia en el caso de los padres pero no en el de las madres, lo que indicaría que podría existir un apego sesgado hacia los padres. Otra explicación dada al hecho de que no hubiera una preferencia sobre los progenitores en su conjunto a las 4 semanas de edad, fue que era posible que necesitaran contacto directo con éstos para poder discriminarlos claramente ya que el aparato utilizado para comprobar la existencia de preferencia no lo permitía y las pistas olfativas podrían haber sido insuficientes.

En sistemas de crianza cooperativa, donde pueden existir situaciones en las que las interacciones de cooperación se mezclen con el conflicto y el conflicto puede depender del parentesco que exista entre los individuos, el resultado evolutivo de

padres e hijos en las interacciones es difícil de predecir (Parker, 1983; Crespi, 1992; Queller, 1994; Godfray, 1995; Brown, Crespi, & Choe, 1997; Zeh & Zeh, 2000; Parker, Royle & Hartley, 2002). A nivel evolutivo, la existencia o no de conflicto puede estar influida por diferentes factores como son los mecanismos genéticos, los sistemas de apareamiento o las secuencias de mutación. Además, el conjunto de características en los padres y las crías que pueden ser modificadas por la selección en este contexto. Otros de los factores que pueden regular la existencia o no de conflicto son los gastos de fitness y los beneficios de ganar frente a perder en relación con los costos de invertir en adaptaciones para dicho conflicto (Haig, 1993; Arnqvist & Rowe, 2002; Rowe & Arnqvist, 2002; Chapman, Arnqvist, Bangham & Rowe, 2003).

Hay poca información acerca del efecto del nacimiento de hermanos en la familia *Callitrichidae* y los estudios al respecto suelen estar enmarcados en la Teoría del Conflicto Parento-filial (Trivers, 1974). Uno de esos estudios es el llevado a cabo por Lyon, Goldman y Hoage (1985) en la especie *Callimico goeldii*. El grupo de estudio estaba formado por una pareja de adultos y su descendencia compuesta por una hembra adulta de 26 meses, un macho subadulto de 13 meses y una hembra juvenil de 7 meses. Los animales focales fueron las tres hembras y en la toma de datos se registraron conductas solitarias, conductas afiliativas y agonísticas. Como resultado se obtuvo un aumento de las agresiones que realiza la madre, el aislamiento social y la periferalización o dispersión de los hermanos mayores tras el nacimiento de las crías. En otro estudio sobre el siamang (*Symphalangus syndactylus*) perteneciente a la familia *Hylobatidae* (Chivers & Chivers, 1975) en el que se analizaron los eventos que ocurrieron antes y después del nacimiento de una cría en una familia de esta especie, se obtuvo el mismo resultado, es decir, la dispersión de los hermanos mayores que en este caso fue el mismo día del nacimiento de la cría. Por otra parte, Achenbach y Snowdon (1998) analizaron el efecto del nacimiento de hermanos en 12 tamarines de cabeza de algodón (*Saguinus oedipus*) juveniles (y algunos subadultos) en cautividad desde 8 semanas antes del nacimiento de las crías hasta 12 semanas después. Combinaron los datos en bloques de dos semanas y consideraron aparte los datos registrados el día del nacimiento

para comparar dichos bloques entre sí con el día del nacimiento por separado. Los sujetos mostraron un descenso en el juego, aumento en la proximidad a sus padres y también en el conflicto con los padres después del nacimiento de las crías. Sus conclusiones fueron que estos efectos son relativamente transitorios, que hay pocas evidencias de que los juveniles pierdan cuidados después del nacimiento de las crías y que su comportamiento parece estar dirigido principalmente a ganar acceso a las nuevas crías.

2. OBJETIVO E HIPÓTESIS



2. Objetivo e hipótesis

El objetivo del estudio es evaluar si el nacimiento de las crías supone un conflicto entre los juveniles de marmosete común (*Callithrix jacchus*) y sus cuidadores.

La hipótesis principal es que si el nacimiento de hermanos supone un cambio en la distribución de la inversión parental y ésta se ve redirigida a las nuevas crías (Trivers, 1974) debería observarse un cambio en el comportamiento de los juveniles. Por ello, se podría predecir que existiera un conflicto comportamental entre los juveniles y los individuos del grupo que han invertido en su cuidado por lo que esperaríamos:

1. Un aumento de las conductas agonísticas entre los juveniles y el resto de miembros del grupo (madre, el padre y/o cooperantes).
2. Un aumento las conductas autodirigidas y/o solitarias y de las vocalizaciones infantiles (*squeal*) como indicativo del aumento del estrés.
3. Una disminución de las conductas afiliativas (juego, espulgamiento y/o contacto) que reciben los juveniles de los padres y/o cooperantes tras el nacimiento de las crías debido a la redistribución de la inversión parental como señal de que hay una reducción en la atención hacia los juveniles principalmente cuando se encuentren cuidando de las nuevas crías.

Dado que los cuidados parentales varían cualitativa y cuantitativamente durante las primeras semanas de vida de las crías en función de su grado de dependencia nutritiva y locomotora, las posibles variaciones conductuales de los juveniles podrían observarse en cada uno de los meses de estudio donde reciben distintos tipos de cuidados parentales por el resto de miembros del grupo. En el primer mes de vida, las crías son totalmente dependientes tanto locomotora como nutricionalmente, en el segundo mes se inicia el periodo de independencia locomotora y nutricional y ya en el tercer mes se podría considerar que han alcanzado la autonomía locomotora

y ha finalizado la etapa de destete aunque aún hay compartición de alimento por parte de los padres y cooperantes.

Atendiendo a las variaciones conductuales de los juveniles, cada conducta será analizada primero respecto al resto de miembros del grupo en su conjunto, y posteriormente con cada individuo por separado según su categoría (madre, padre o hermanos mayores). Esto es debido a que el juvenil puede desarrollar una relación distinta con cada miembro del grupo en función de los cuidados recibidos basándonos en la Teoría del Apego (Bowlby, 1969) por lo que las variaciones conductuales que pudieran originarse tras el nacimiento de las crías pueden depender del individuo del grupo con el que interaccione el juvenil.

Respecto a las predicciones expuestas cabe destacar que, en el caso de las conductas en las que el origen de la misma se pueda iniciar por parte de cualquiera de los dos individuos que participan en la interacción (el juvenil y otro individuo del grupo), se tendrá en cuenta si el juvenil es actor o receptor de la conducta debido a la importancia que tiene que el juvenil o el resto de individuos sean los que tomen o no la iniciativa en desarrollar comportamientos como pueden ser el espulgamiento o la agresión.

3. MATERIAL Y MÉTODOS



3. Material y métodos

3.1. Sujetos e instalaciones

Todos los animales utilizados en este estudio pertenecían a la facultad de Psicología de la Universidad Autónoma de Madrid (UAM). El registro de datos se llevó a cabo desde febrero de 2010 a abril de 2011 y fueron recogidos por un solo observador. Las dos parejas reproductoras procedían de la colonia del Centro Alemán de Primates (Deutschen Primatenzentrum, DPZ) en Göttingen (Alemania), en virtud del acuerdo de colaboración de ambos centros. Los animales estaban alojados en la Colonia de Marmosete Común (*Callithrix jacchus*) de la Facultad de Psicología de la UAM anexo al Gabinete Veterinario de la UAM, situado en la facultad de Medicina de dicha universidad, bajo la supervisión de la Dra. M^a del Carmen Fernández Criado. Los primates están sometidos a control veterinario y los cuidados del personal especializado de dicho Gabinete.

Para el estudio se registraron datos comportamentales de once individuos juveniles de los cuales tres eran hembras y el resto machos (ver tabla 3.1) pertenecientes a dos grupos familiares diferentes que fueron cambiando de tamaño y composición a lo largo del tiempo en que se llevó a cabo este estudio. Todos los juveniles (excepto Waldo) se criaron con su gemelo correspondiente a pesar de que algunos de los partos fueran de tripletes debido a que en estos casos la tercera cría murió antes de cumplir los dos meses de edad por lo que no se tuvo en cuenta para el estudio. En el caso de Waldo, se crió sin hermanos de su misma edad debido a que murieron dos de ellos a los pocos días del nacimiento.

Los sujetos de estudios fueron observados desde los 4 a los 7 meses de vida. Durante el primer mes de estudio eran considerados crías (Yamamoto *et al.* 2008) y en los tres siguientes meses de estudio eran considerados ya juveniles. Aproximadamente entre el 5 y el 6 mes de vida de los sujetos de estudio se produjo el nacimiento de hermanos en todos los grupos de estudio (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Características individuales de los sujetos de estudio (ORDEN DE NACIMIENTO: referido al grupo familiar. ORIGEN: Origen del sujeto en el nacimiento -único, gemelos o triplete-. TAMAÑO GRUPO: número de adultos y subadultos -incluidos los progenitores-.)

SUJETO	GRUPO	FECHA NACIMIENTO	ORDEN DE NACIMIENTO	ORIGEN	TAMAÑO GRUPO	SEXO	EDAD EN EL MOMENTO DEL NACIMIENTO DE HERMANOS (meses)	HERMANOS MAYORES
Chucky	A	23/08/2009	1°	TRIPLETE	2	♂	5,17	---
Crash	A	23/08/2009	1°	TRIPLETE	2	♀	5,17	---
Willy	B	06/10/2009	1°	GEMELOS	2	♂	5,47	---
Wonka	B	06/10/2009	1°	GEMELOS	2	♂	5,47	---
Cedric	A	25/01/2010	2°	GEMELOS	4	♀	5,03	1♂ y 1♀
Cho	A	25/01/2010	2°	GEMELOS	4	♂	5,03	1♂ y 1♀
Wolke	B	19/03/2010	2°	TRIPLETE	4	♂	5	2♂
Woody	B	19/03/2010	2°	TRIPLETE	4	♀	5	2♂
Ceres	A	25/06/2010	3°	TRIPLETE	6	♂	5	2♂ y 2♀
Crin	A	25/06/2010	3°	TRIPLETE	6	♂	5	2♂ y 2♀
Waldo	B	16/08/2010	3°	TRIPLETE	6	♂	5,13	3♂ y 1♀

Las instalaciones de la Colonia de Marmosete Común constan de dos jaulones, en cada uno de los cuales se encontraba alojada una familia. Ambas familias se encontraban aisladas visual y olfativamente, aunque no acústicamente entre sí. Los jaulones constan de un amplio recinto exterior ($43,0 \text{ m}^2 \times 3,3 \text{ m}$) y de un cobijo interior ($3,5 \text{ m}^2 \times 2,2 \text{ m}$) que permanece a temperatura (26° C) y ciclo luz/oscuridad (12D:12N) constante todo el año. Ambos recintos constan de ramas, cuerdas, tubos y otros elementos de enriquecimiento ambiental y disponen de bebederos automáticos que suministran agua *ad libitum*; además los cobijos interiores cuentan con una caja nido ($7,5 \text{ m}^2 \times 0,2 \text{ m}$) como dormitorio. La comunicación entre los recintos interior-exterior se realiza mediante dos tubos de 6 cm de radio, que permanecen francos todo el año (figura 3.1 y 3.2).

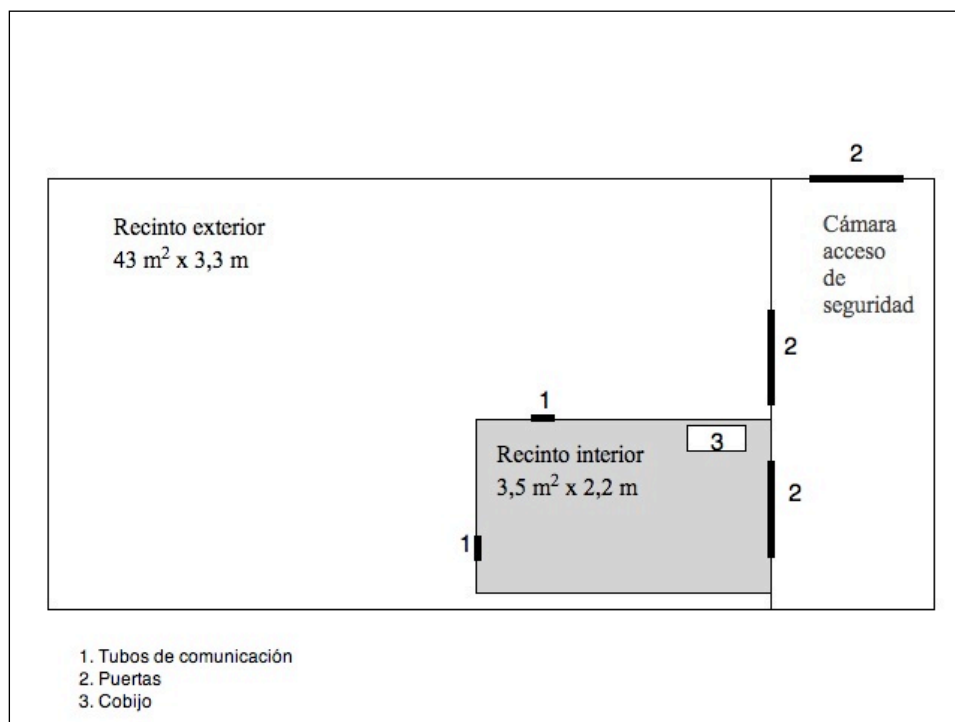


Figura 3.1. Esquema de la instalación de un grupo familiar de marmosete común.



Figura 3.2. Fotografía de la instalación de un grupo familiar de marmosete común.

Durante el estudio, los animales fueron alimentados tres veces al día y se les permitió tener acceso fácil y libre a los comederos que se sitúan en las instalaciones interiores. La primera comida era suministrada a las 9:00 a.m. y consistía en una papilla compuesta principalmente de yogur y cereales. A las 11:00 a.m. se les suministraba la segunda papilla del día y a las 14:30 p.m. se les proporcionaba el alimento sólido que consistía en una mezcla de frutas, vegetales, gomas, pipas, huevo cocido y gusanos.

3.2. Período de estudio, sistema de muestreo y registro de datos

La recogida de los datos se realizó durante 1 mes antes y 3 meses después del nacimiento de las nuevas crías (Figura 3.2.). Los cuidados parentales que reciben las crías van variando en función del grado de desarrollo de las mismas y por ello, los posibles cambios comportamentales de los juveniles podrían observarse en cualquiera de los meses de estudio. Durante las primeras 4 semanas de vida las crías son dependientes de los cuidadores (Yamamoto, 1993). A partir de la semana 5 se inicia el proceso de independencia. Aunque siguen siendo transportadas casi la tercera parte del tiempo, las crías empiezan a bajarse de sus cuidadores de forma espontánea en periodos cortos (Yamamoto, 1993). Hacia el final del periodo de independencia, sobre las semanas 8-10, comienza el destete, pero las crías inician la ingesta de alimento sólido mucho antes (sobre la semana 4) y son capaces de comer por sí mismas desde las semanas 5-6 (Yamamoto, 1993). Alrededor de los tres meses de edad, las crías están casi completamente destetadas y son capaces de alimentarse por sí mismas (Stevenson y Rylands, 1988).

Para la toma de datos conductuales se hicieron focales individuales de los juveniles de cinco minutos con registro continuo, fuera de los periodos de alimentación, 3 días por semana. El tiempo total de observación del estudio fue de 105 horas.

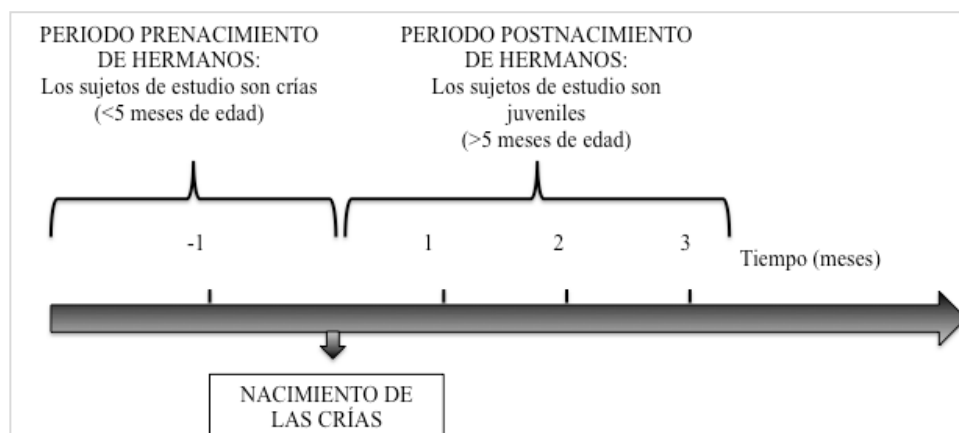


Figura 3.2. Línea temporal explicativa sobre la toma de datos.

De forma adicional a esta toma de datos, se consideró la variable “transporte” que hace referencia al transporte que recibieron los sujetos de estudio (juveniles) por parte de los cuidadores durante sus tres primeros meses de vida cuando eran crías, para conocer si existía una relación entre el grado de inversión parental y la posible existencia de conflicto. Estos datos fueron tomados por otro observador a través de focales continuos de 20 minutos de duración de los miembros del grupo que eran adultos o subadultos.

3.3. Variables y medidas

El objetivo del estudio es evaluar si el nacimiento de las crías supone un conflicto entre los juveniles de marmosete común (*Callithrix jacchus*) y sus cuidadores. Para ello, se han analizado las siguientes variables conductuales:

- **Conductas agonísticas:** Frecuencia de conductas agonísticas entre el juvenil y cada miembro del grupo cuando el juvenil es actor/receptor de la interacción. Incluye:
 - Agarrar/ Golpear: coger del pelo a otro individuo (Digby, 1995b) o golpearlo con las manos (Lazaro-Perea *et al.*, 2004).
 - Morder: mordisco severo, dientes apretados sobre la víctima (Digby, 1995b).
 - Amenaza y persecución: un individuo sigue de cerca de otro mientras emite vocalizaciones de amenaza, suele ir acompañado de piloerección y de erección de los mechones de las orejas (Abbot, 1984).
 - “Ear tuft flick”: un individuo aplasta los mechones de las orejas contra los lados y a continuación los pone erectos (Abbot, 1984).
- **Transporte** (de los sujetos de estudio durante sus tres primeros meses de vida): tiempo que las crías están siendo transportadas, especificando el transportador (Arruda *et al.*, 1986).
- **Estrés y/o conductas solitarias** (de los sujetos de estudio):
 - Autorrascado: frotar insistentemente las uñas contra la piel como signo de estrés (Bassett, Buchanan-Smith, McKinley & Smith, 2003).
 - Autoespulgamiento: un individuo se manipula su propio pelo con las manos y/o la boca (Lazaro-Perea *et al.*, 2004).
 - Marcaje: anogenital -el individuo frota la región anogenital sobre el sustrato (Stevenson & Poole, 1976)- y esternal -el individuo frota la región esternal sobre el sustrato (Stevenson & Poole, 1976)-.
 - Squeal: chillido infantil que emite un individuo mientras se retira; “rabietas” de las crías (Digby, 1995b).

- Manipulación: consiste en la realización de conductas de exploración, tocando, masticando, oliendo/lamiendo cualquier objeto (Arruda *et al.*, 1986).
- **Conductas afiliativas**: Tiempo dedicado a cada conducta afiliativa entre el juvenil y cada miembro del grupo y en el caso del espulgamiento, cuando el juvenil es actor/receptor de la interacción.
 - Juego: juego social, consiste en luchas, persecuciones, agarrones y saltos, no incluye el juego no-social (Locke-Haydon & Chalmers, 1983).
 - Espulgamiento: un individuo remueve el pelo de otro utilizando las manos y/o la boca (Abbot, 1984; Lazaro-Perea *et al.*, 2004).
 - Contacto en reposo: el sujeto se encuentra en reposo y en contacto físico con otro individuo (Stevenson y Poole, 1976).
 - Índice de responsabilidad del contacto (índice de Hinde): se usa para representar la relativa contribución de cada individuo para mantener el contacto dentro de cada diada. Se expresa como porcentaje con valores entre +/- 100 (Hinde & Atkinson, 1970).

$$IR = \left[\left(\frac{aInicioX}{aInicioX + rInicioX} \right) - \left(\frac{aRupturaX}{aRupturaX + rRupturaX} \right) \right] \times 100$$

$aInicioX$ = número de veces que el juvenil inicia el contacto con X (a=actor juvenil)

$rInicioX$ = número de veces que el juvenil recibe inicios de contacto de X (r=receptor juvenil)

$aRupturaX$ = número de veces que el juvenil rompe el contacto con X (a=actor juvenil)

$rRupturaX$ = número de veces que el juvenil recibe rupturas de contacto de X (r=receptor juvenil)

Por otro lado, para estudiar si las interacciones entre el juvenil y el resto de miembros del grupo se ven modificadas en función de si el individuo con el que interaccionan está transportando o no a las crías, se han analizado las siguientes variables:

- Conductas agonísticas: Frecuencia de conductas agonísticas entre el juvenil y cada miembro del grupo mientras transporta o no a las crías cuando el juvenil es actor/receptor de la interacción.
- Espulgamiento: Tiempo de espulgamiento entre el juvenil y cada miembro del grupo mientras transportan o no a las crías.
- Contacto: Tiempo de contacto entre el juvenil y cada miembro del grupo mientras transportan o no a las crías.
- Índice de responsabilidad del contacto: IR entre el juvenil y cada miembro del grupo mientras transportan o no a las crías.

Tabla 3.2. Resumen de las variables y las medidas tomadas en relación a las hipótesis planteadas.

HIPÓTESIS		VARIABLES	MEDIDAS
CONFLICTO	AGONISMO	Conductas agonísticas	Frecuencia de conductas agonísticas entre el juvenil (juvenil actor + receptor de la interacción) y: <ul style="list-style-type: none"> - el resto de miembros del grupo (total) - los hermanos mayores - la madre - el padre - las categorías anteriores mientras transportan o no a las crías
	ESTRÉS	Autorrascado	Frecuencia de autorrascado del juvenil.
		Autoespulgamiento	Tiempo de autoespulgamiento del juvenil.
		Marcaje	Frecuencia de marcaje anogenital y esternal.
		Manipulación de objetos	Tiempo de manipulación del juvenil. Frecuencia de manipulación del juvenil.
		Vocalizaciones infantiles (<i>squeal</i>)	Tiempo de <i>squeal</i> que realiza el juvenil.

HIPÓTESIS		VARIABLES	MEDIDAS
REDISTRIBUCIÓN DE LA INVERSIÓN PARENTAL	CONDUCTAS AFILIATIVAS	Juego	Tiempo de juego total entre el juvenil y: - el resto de miembros del grupo (total) - los hermanos mayores - la madre - el padre
		Espulgamiento	Tiempo de espulgamiento entre el juvenil (juvenil actor + receptor de la interacción) y: - el resto de miembros del grupo (total) - los hermanos mayores - la madre - el padre - las categorías anteriores mientras transportan o no a las crías
		Contacto	Tiempo en contacto entre el juvenil y: - el resto de miembros del grupo (total) - los hermanos mayores - la madre - el padre - las categorías anteriores mientras transportan o no a las crías
		Índice de responsabilidad del contacto (IR)	IR total entre el juvenil y: - el resto de miembros del grupo (total) - los hermanos mayores - la madre - el padre - las categorías anteriores mientras transportan o no a las crías

HIPÓTESIS	VARIABLES	MEDIDAS
RELACIÓN ENTRE EL GRADO DE INVERSIÓN PARENTAL Y LA POSIBLE EXISTENCIA DE CONFLICTO	Transporte	<p>Tiempo de transporte de los sujetos de estudio durante sus tres primeros meses de vida por parte de:</p> <ul style="list-style-type: none"> - los hermanos mayores - la madre - el padre

Se establecieron 3 categorías de individuos con los que podía interaccionar el juvenil: hermano mayor, madre y padre. Para ponderar el efecto del diferente número de individuos pertenecientes a cada categoría, cada una de ellas fue dividida entre el número de individuos que pertenecían a esa categoría en cada momento ya que en algunos periodos los juveniles tenían 2 hermanos inmediatamente mayores y en otros, 4 hermanos mayores de dos edades (5 y 10 meses mayores que los sujetos de estudio).

Para cada una de las categorías de individuo se calculó el porcentaje de contribución en cada una de las variables como la proporción de segundos dedicados a la conducta en cada categoría por hora de observación del juvenil focal. Los totales de las variables (la suma de la interacción con todas las categorías: incluye madre, padre, y hermanos mayores y gemelo en el caso de que los haya) han sido calculados en función del tiempo de observación total de cada juvenil en cada mes (medido en segundos/hora de observación).

En las variables que fueron registradas como frecuencias se calculó el porcentaje de contribución de cada categoría en cada una de las variables (% del número de eventos de cada categoría/hora de observación del juvenil focal) y los totales de las variables fueron medidos como número de eventos por hora de observación.

3.4. Análisis de datos

Para realizar el análisis de datos, éstos se agruparon por meses (-1, 1, 2 y 3) para ver si existían diferencias en relación a los diferentes tipos de cuidados que reciben las crías en cada mes. El símbolo “menos” (-) indica que el mes al que se hace referencia es previo al nacimiento de las nuevas crías (ver figura 3.2).

Debido a que los datos no mostraron una distribución normal, se usó estadística no paramétrica y todos los contrastes realizados fueron de dos colas.

Para comparar el comportamiento de los juveniles entre el mes anterior al nacimiento de las crías (-1) y los tres posteriores (1, 2 y 3) se aplicó el ANOVA de Friedman. Como análisis post- hoc, se procedió a hacer un test de Wilcoxon para averiguar entre qué meses existían dichas diferencias. Al hacer comparaciones múltiples entre los grupos (concretamente fueron 6), se utilizó la corrección de Bonferroni para controlar la tasa de error *familywise*. Designamos estas pruebas como $\alpha^* = \alpha / c$, donde α es igual a 0,05 y c es igual al número de comparaciones realizadas (por tanto, $\alpha^* = 0,05/6 = 0,0083$). Para todas las otras pruebas alfa se fijó en 0,05.

El n fue de 9 ya que no se disponían de datos del periodo prenatal de hermanos para dos de los juveniles. En los análisis de las variables de interacción con la categoría “hermano mayor” tuvimos $n=7$ debido a que de los 9 juveniles dos de ellos no tenían hermanos mayores en ese momento.

Así mismo, para las variables “espulgamiento”, “contacto”, “índice de responsabilidad” y “conductas agonísticas” se utilizó el test de Wilcoxon para evaluar si su valor era distinto en función de si los individuos con los que interaccionaba el juvenil ($n=11$) estaban o no transportando a las crías.

Además, se realizó una correlación de rangos de Spearman para el análisis de la relación entre el transporte que reciben los sujetos de estudio en sus primeros tres meses de vida por parte de la madre, el padre y los hermanos mayores y las conductas agonísticas que se originan en el periodo postnatal de hermanos (meses 1, 2 y 3) con estos individuos. En este caso, sólo pudo ser analizado en 9 sujetos de estudio ($n=9$) debido a que no había datos para dos de ellos.

Se consideró significativo si los valores de p eran menores o iguales a 0,05 y cercanos a la significación si eran menores o iguales a 0,1 y en el caso de las correcciones de Bonferroni, se consideró significativo si p era menor o igual a 0,0083 y cercano a la significación cuando era menor o igual a 0,05. Los datos han sido analizados con el programa estadístico SPSS 17®.

En cuanto a los índices de responsabilidad del mantenimiento del contacto (IR), aparte de considerar si existían o no diferencias significativas en los análisis, se han hecho descripciones gráficas de los mismos para analizar su evolución en el tiempo. En los gráficos se representa a través de diagramas de caja los valores de los IR con el resto de individuos del grupo en el mes -1, 1, 2 y 3. Si el índice (IR) era superior a 20 se consideró que el responsable del mantenimiento del contacto era el juvenil; en el caso de que el índice fuera inferior a -20, se consideró como responsable al individuo con el que interacciona y para valores intermedios se consideró que no se podía identificar a un responsable del mantenimiento del contacto.

4. RESULTADOS



4. Resultados

4.1. Análisis de la existencia de conflicto

4.1.1. Conductas agonísticas

a) Comparaciones entre los meses -1, 1, 2 y 3

No se hallaron diferencias significativas en las conductas agonísticas totales entendidas como el conjunto de interacciones agonísticas que recibió y que realizó el juvenil al resto del miembros del grupo entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,537$). Analizando por separado las conductas agonísticas que realizó el juvenil al resto del grupo, sí se hallaron diferencias significativas (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,032$). En los análisis post-hoc, se observa una tendencia a la significación habiendo menos conductas agonísticas por parte del juvenil en el mes anterior al nacimiento de las crías en comparación con el segundo (*Wilcoxon*, $n=9$; $Z=-2,032$; $p=0,042$) y tercer mes (*Wilcoxon*, $n=9$; $Z=-2,371$; $p=0,018$) después del nacimiento de estas (figura 4.1); para el resto de comparaciones entre los meses no se hallaron diferencias significativas ($p>0,0083$). Tampoco se obtuvieron diferencias significativas en los contrastes de las conductas agonísticas que recibió el juvenil del resto del grupo (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,630$).

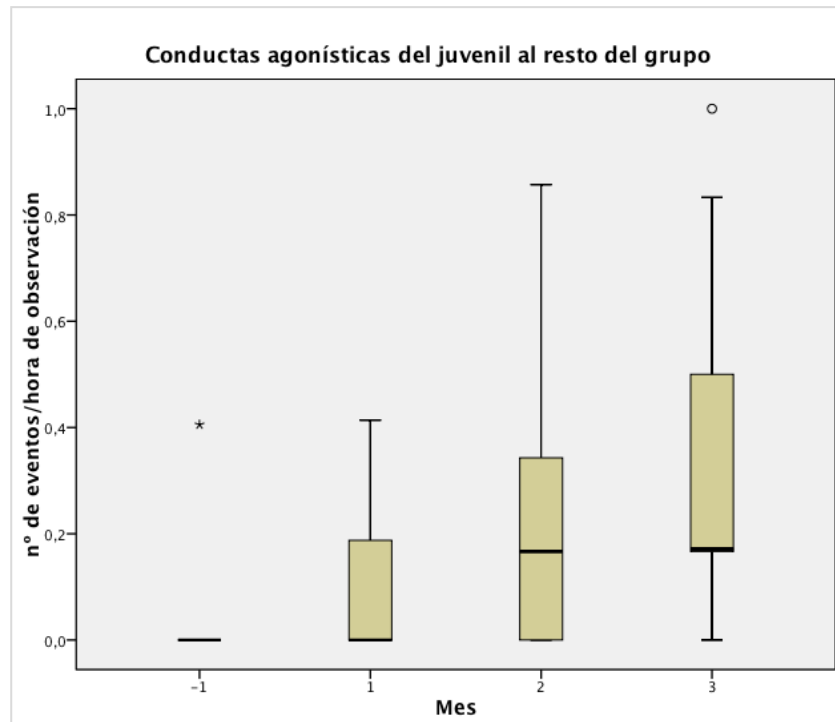


Figura 4.1. Conductas agonísticas que el juvenil dirigió al resto de miembros del grupo (n° de eventos/hora de observación) durante los meses -1, 1, 2 y 3.

Sobre el conjunto de conductas agonísticas entre el juvenil y cada una de las categorías de individuos, no se encontraron diferencias significativas con el hermano mayor ni en conjunto (*Friedman*, $n=7$; $gl=3$; $p=0,225$), ni cuando el juvenil era actor de la interacción (*Friedman*, $n=7$; $gl=3$; $p=0,861$), ni cuando actuaba como receptor (*Friedman*, $n=7$; $gl=3$; $p=0,475$). En el caso de la madre, tampoco se hallaron diferencias significativas ni en las conductas agonísticas totales (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,445$), ni en las que realizaba el juvenil hacia la madre (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,572$) ni tampoco, en las que recibía el juvenil de la madre (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,599$). En relación a las conductas agonísticas entre el juvenil y el padre, no se obtuvieron diferencias significativas en su conjunto (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,922$), ni en las que realizaba el juvenil al padre (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,284$) ni en las que recibía el juvenil del padre (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,969$).

b) Comparaciones dentro de los meses 1, 2 y 3 con el resto del grupo mientras transportan o no a las crías

Se analizó si los juveniles variaban sus interacciones agonísticas con los individuos mientras estaban o no transportando a las crías. Para ello se comparó el valor de las conductas agonísticas dentro de cada mes mientras el individuo con el que interaccionaba el juvenil transportaba o no a las crías.

No se obtuvieron diferencias significativas en las conductas agonísticas totales entre el juvenil y el resto del grupo mientras transportaban en el primer mes (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,326$; $p=0,185$), ni tampoco en el segundo mes (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,946$; $p=0,334$). Sin embargo, si se hallaron diferencias en el mes 3 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-2,524$; $p=0,012$) habiendo más conductas agonísticas cuando los individuos con los que interaccionaba el juvenil no estaban transportando a las crías (figura 4.2).

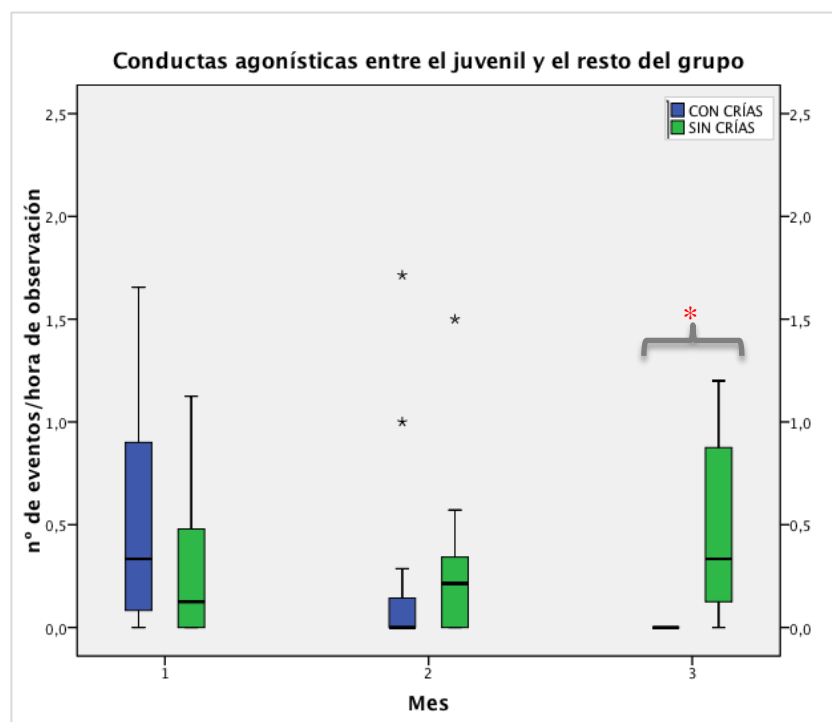


Figura 4.2. Conductas agonísticas entre el juvenil y el resto de miembros del grupo mientras transportan o no a las crías (número de eventos/ hora de observación).

Por otro lado, no se obtuvieron diferencias significativas en las conductas agonísticas totales que dirigía el juvenil hacia el resto de miembros del grupo mientras transportaban o no a las crías en ninguno de los meses [mes 1 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,535$; $p=0,593$), mes 2 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=0$; $p=1$), mes 3 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,604$; $p=0,109$)].

En cuanto a las conductas agonísticas que recibía el juvenil del resto de miembros del grupo, no se hallaron diferencias significativas ni en el primer mes (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,326$; $p=0,185$), ni en el segundo mes (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,946$; $p=0,343$). Sin embargo, si se obtuvieron diferencias en el mes 3 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-2,524$; $p=0,012$) recibiendo los juveniles más conductas agonísticas cuando los individuos con los que interaccionaba no estaban transportando a las crías (figura 4.3).

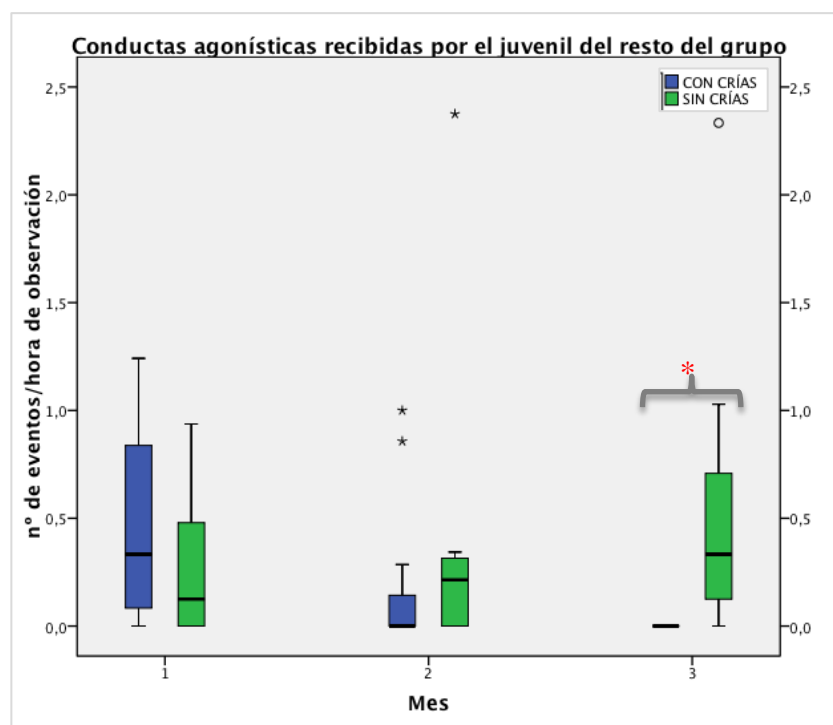


Figura 4.3. Conductas agonísticas recibidas por el juvenil del resto de miembros del grupo mientras transportan o no a las crías (número de eventos/ hora de observación).

En el caso de las conductas agonísticas que dirigía el juvenil al hermano mayor mientras éste transportaba o no a las crías, no se hallaron diferencias significativas en ninguno de los meses [mes 1 (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=0$; $p=1$), mes 2 (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-1,000$; $p=0,317$), mes 3 (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-1,414$; $p=0,157$)]. Así mismo, tampoco se observaron diferencias significativas en las conductas agonísticas que recibía el juvenil del hermano mayor ni en el primer mes (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-0,137$; $p=0,891$) ni en el tercer mes (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-1,604$; $p=0,109$), aunque en el segundo mes los resultados son cercanos a la significación (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-1,890$; $p=0,059$) ya que no se registraron conductas agonísticas hacia el juvenil cuando el hermano mayor estaba transportando a las crías.

En cuanto a los resultados obtenidos en el análisis de las conductas agonísticas que dirigía el juvenil a su madre mientras ésta transportaba o no a las crías, no se hallaron diferencias significativas en ninguno de los meses [mes 1 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,000$; $p=0,317$), mes 2 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=0$; $p=1$), mes 3 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=0$; $p=1$)]. Lo mismo se obtuvo para las conductas agonísticas que recibía el juvenil de la madre mientras transportaba o no a las crías, es decir, no se obtuvieron diferencias significativas en ninguno de los meses [mes 1 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,184$; $p=0,854$), mes 2 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,447$; $p=0,655$), mes 3 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,633$; $p=0,102$)].

Por último, no se hallaron diferencias significativas en el análisis de las conductas agonísticas que dirigía el juvenil al padre mientras éste transportaba o no a las crías en ninguno de los meses [mes 1 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=0$; $p=1$), mes 2 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=0$; $p=1$), mes 3 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,000$; $p=0,317$)]. Respecto de las conductas agonísticas que recibía el juvenil del padre mientras éste transportaba o no a las crías no se observaron diferencias significativas en el mes 1 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,078$; $p=0,281$), al igual que en el mes 2 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,342$; $p=0,180$) pero en el mes 3 si se hallaron diferencias significativas (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-2,032$; $p=0,042$) recibiendo el juvenil más conductas agonísticas cuando el padre no estaba transportando a las crías (figura 4.4).

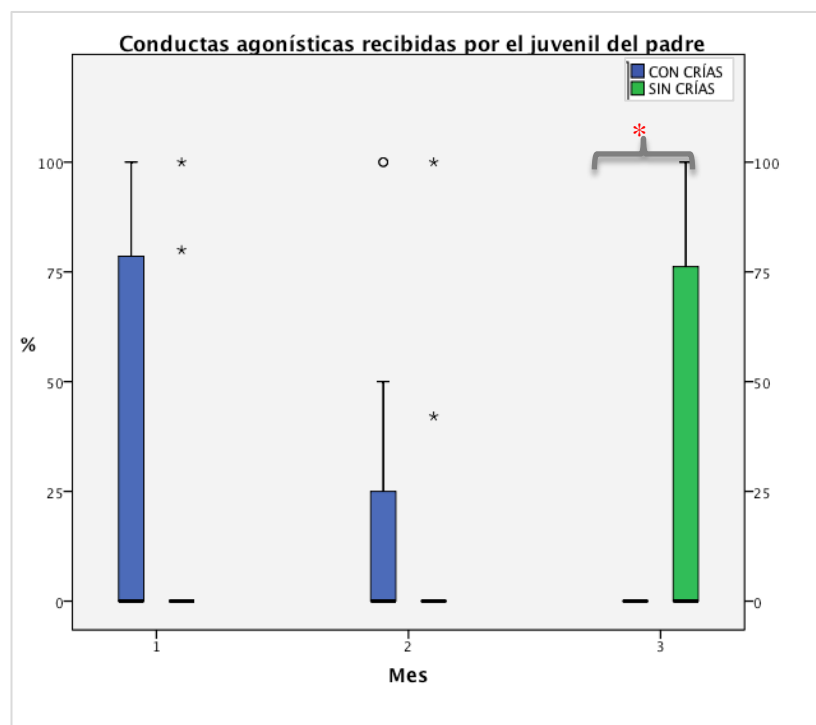


Figura 4.4. Conductas agonísticas recibidas por el juvenil del padre mientras transporta o no a las crías (%).

4.1.2. Conductas relacionadas con el estrés y el aislamiento

- Autorrascado

a) Comparaciones entre los meses -1, 1, 2 y 3

No se hallaron diferencias significativas en el autorrascado del juvenil entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,334$).

- Autoespulgamiento

a) Comparaciones entre los meses -1, 1, 2 y 3

En cuanto al autoespulgamiento, tampoco se hallaron diferencias significativas entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,742$).

- Marcaje

a) Comparaciones entre los meses -1, 1, 2 y 3

No se hallaron diferencias significativas en el marcaje del juvenil entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,594$).

- *Squeal* (vocalizaciones infantiles)

a) Comparaciones entre los meses -1, 1, 2 y 3

Se obtuvieron diferencias significativas en las vocalizaciones infantiles (*squeal*) realizadas por los juveniles entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,008$). En el primer mes después del nacimiento de las crías, los juveniles emitieron más vocalizaciones infantiles que en el tercero (*Wilcoxon*, $n=9$; $Z=-2,666$; $p=0,008$). Así mismo, se observó una tendencia a la significación en la comparación de las vocalizaciones infantiles entre el mes anterior al nacimiento de las crías y el tercer mes después de su nacimiento (*Wilcoxon*, $n=9$; $Z=-2,310$; $p=0,021$) siendo su valor mayor en el mes -1 (figura 4.5); para el resto de comparaciones entre los meses no se hallaron diferencias significativas ($p>0,0083$).

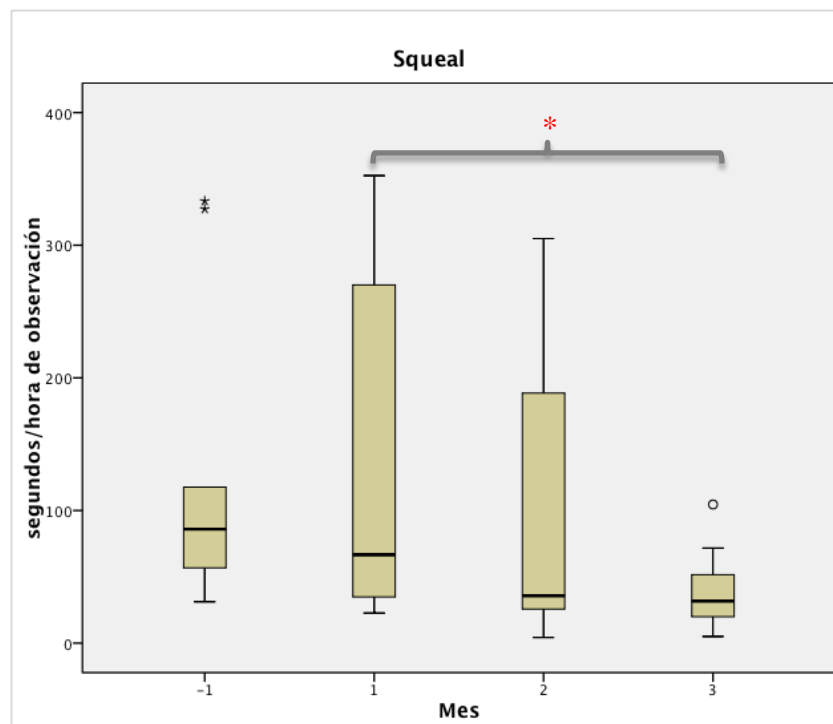


Figura 4.5. Vocalizaciones infantiles (*squeal*) emitidas por el juvenil (segundos/hora de observación) durante los meses -1, 1, 2 y 3.

- Manipulación

a) Comparaciones entre los meses -1, 1, 2 y 3

Se hallaron diferencias significativas en la frecuencia de manipulación que realizaba el juvenil (figura 4.6) entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,015$). Aunque sólo se observó una tendencia a la significación en la comparación de la frecuencia de manipulación entre el mes anterior al nacimiento de las crías y el tercer mes después de su nacimiento dándose una reducción de esta variable (*Wilcoxon*, $n=9$; $Z=-2,192$; $p=0,028$); para el resto de comparaciones entre los meses no se hallaron diferencias significativas ($p>0,0083$). Además, tampoco se obtuvieron diferencias en el tiempo de manipulación (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,586$).

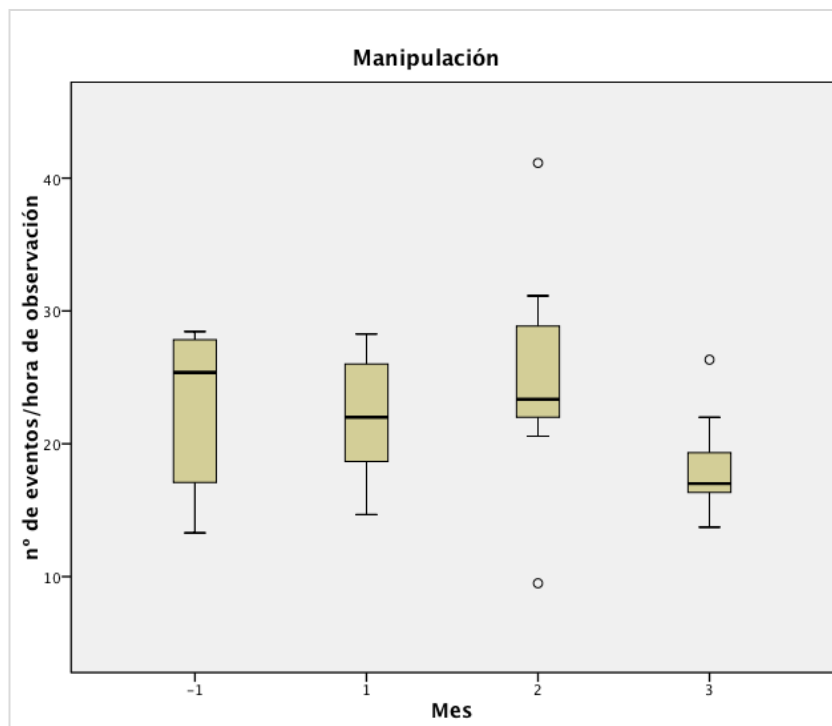


Figura 4.6. Manipulación realizada por el juvenil (nº de eventos/hora de observación) durante los meses -1, 1, 2 y 3.

4.1.3. Conductas afiliativas

- Juego

a) Comparaciones entre los meses -1, 1, 2 y 3

No se hallaron diferencias significativas en el juego total entre el juvenil y el resto del grupo en conjunto entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,316$), ni tampoco se observaron diferencias cuando se analizó por separado el juego con el hermano mayor (*Friedman*, $n=7$; $gl=3$; $p=0,419$), con la madre (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,214$), ni con el padre (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,366$).

- Espulgamiento

a) Comparaciones entre los meses -1, 1, 2 y 3

Se obtuvo un valor cercano a la significación en el análisis del espulgamiento total entre el juvenil y el resto del grupo entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,057$) y gráficamente (figura 4.7) puede observarse como se da una ligera disminución en el mes 1 y un aumento posterior en los meses 2 y 3. No obstante, no se hallaron diferencias significativas en el espulgamiento que realizaba el juvenil al resto del grupo (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,162$), ni en el que recibía de ellos en su conjunto (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,228$).

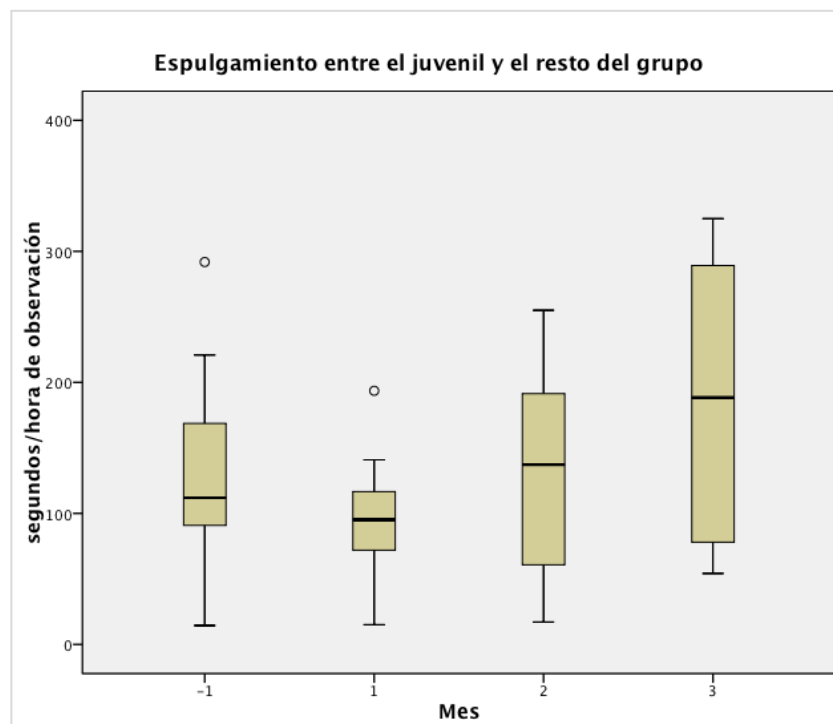


Figura 4.7. Espulgamiento entre el juvenil y el resto de miembros del grupo (segundos/hora de observación) durante los meses -1, 1, 2 y 3.

Dentro de las relaciones de espulgamiento del juvenil y cada miembro del grupo por separado, se observaron diferencias en la diada juvenil-hermano mayor (figura 4.8) entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=7$; $gl=3$; $p=0,047$). En este caso, sólo se obtuvo una tendencia a la significación entre los meses -1 y 3 (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-2,197$; $p=0,028$) y los meses 1 y 3 (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-2,028$; $p=0,043$) siendo en el mes 3 donde se registraron valores más altos de esta conducta (para el resto de comparaciones entre los meses no se hallaron diferencias significativas, $p>0,0083$). Sin embargo, no se hallaron diferencias significativas al analizar por separado el espulgamiento con el hermano mayor cuando el juvenil era actor (*Friedman*, $n=7$; $gl=3$; $p=0,712$) o receptor de la conducta (*Friedman*, $n=7$; $gl=3$; $p=0,075$) aunque en este último caso el valor se encuentra cercano a la significación y gráficamente (figura 4.9) se observa un ligero aumento en el mes 3 después de permanecer más o menos constante en los meses anteriores (-1, 1 y 2).

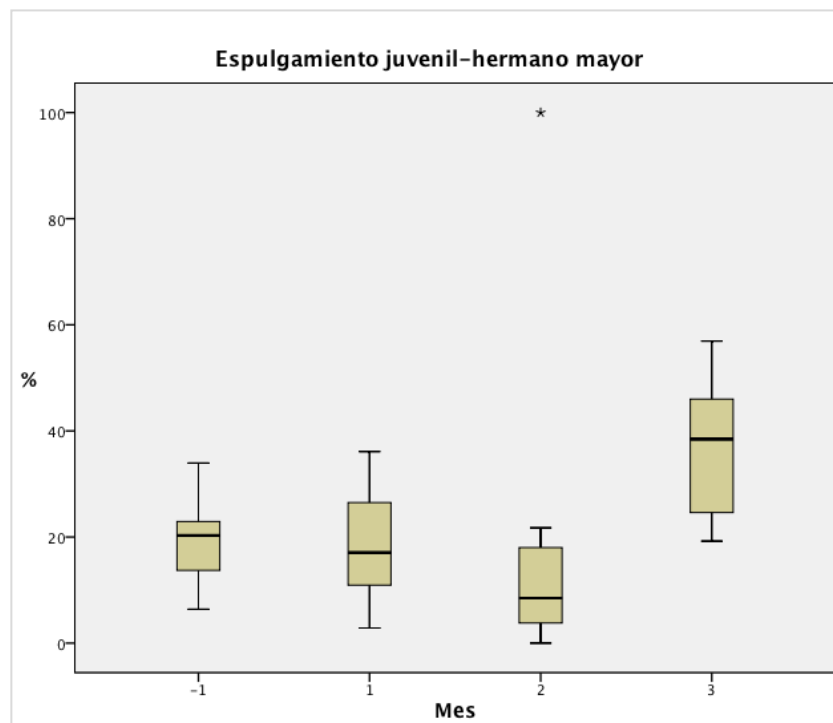


Figura 4.8. Espulgamiento juvenil-hermano mayor (%) durante los meses -1, 1, 2 y 3.

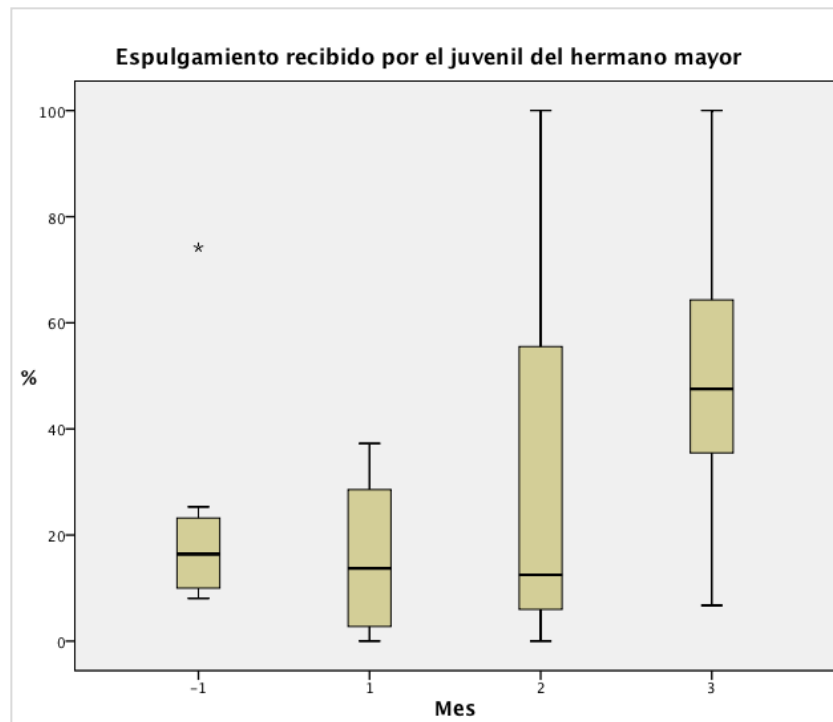


Figura 4.9. Espulgamiento recibido por el juvenil del hermano mayor (%) durante los meses -1, 1, 2 y 3.

En el caso de la diada juvenil-madre, no se observaron diferencias significativas entre los meses -1, 1, 2 y 3 ni en el espulgamiento total (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,226$), ni en el que realizaba el juvenil hacia la madre (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,790$) ni en el espulgamiento recibido por el juvenil de la madre (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,678$).

Por otro lado, sí se observaron diferencias significativas en la diada de espulgamiento juvenil-padre entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,005$). En el mes anterior al nacimiento de las crías (-1) se registraron valores mayores de la conducta de espulgamiento juvenil-padre en comparación al segundo mes (figura 4.10) tras el nacimiento (*Wilcoxon*, $n=9$; $Z=-2,666$; $p=0,008$). Además, cabe destacar que se observó una tendencia a la significación en las comparaciones de los meses -1 y 3 (*Wilcoxon*, $n=9$; $Z=-2,310$; $p=0,021$), y 1 y 2 (*Wilcoxon*, $n=9$; $Z=-2,366$; $p=0,018$), produciéndose un descenso de la conducta de espulgamiento con el padre en ambos casos; para el resto de comparaciones entre los meses no se hallaron diferencias significativas ($p>0,0083$).

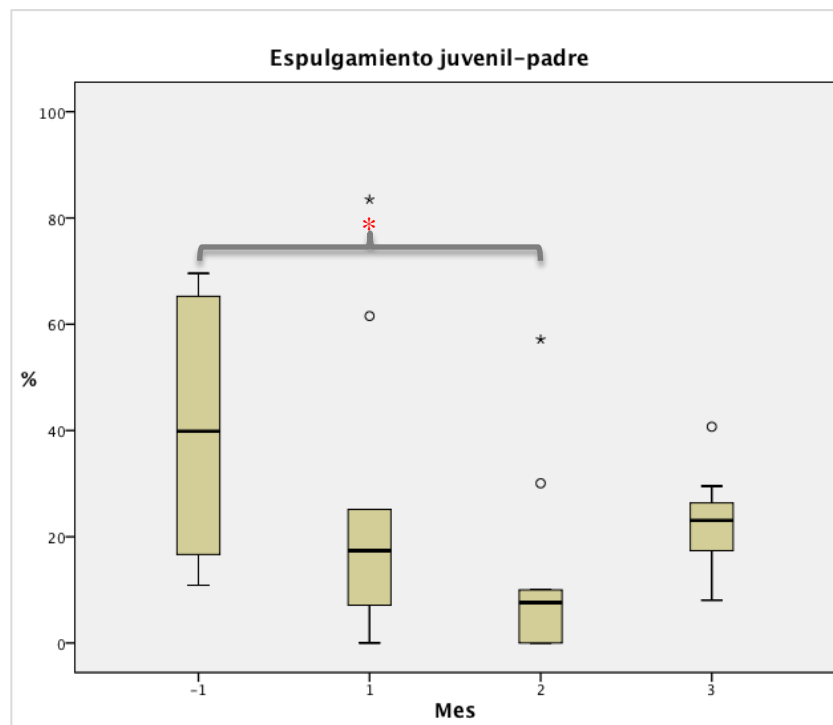


Figura 4.10. Espulgamiento juvenil-padre (%) durante los meses -1, 1, 2 y 3.

De igual modo, se hallaron diferencias significativas en el espulgamiento con el padre cuando el juvenil era actor de la conducta (figura 4.11) entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,049$). En este caso, sólo podemos hablar de tendencias a la significación en las comparaciones entre los meses, registrándose menos espulgamiento del juvenil al padre en el mes -1 en relación al mes 3 (*Wilcoxon*, $n=9$; $Z=-1,960$; $p=0,05$), más espulgamiento en el mes 1 en relación al 2 (*Wilcoxon*, $n=9$; $Z=-2,023$; $p=0,043$) y menos espulgamiento en el mes 2 en relación al 3 (*Wilcoxon*, $n=9$; $Z=-2,100$; $p=0,036$); para el resto de comparaciones entre los meses no se hallaron diferencias significativas ($p>0,0083$).

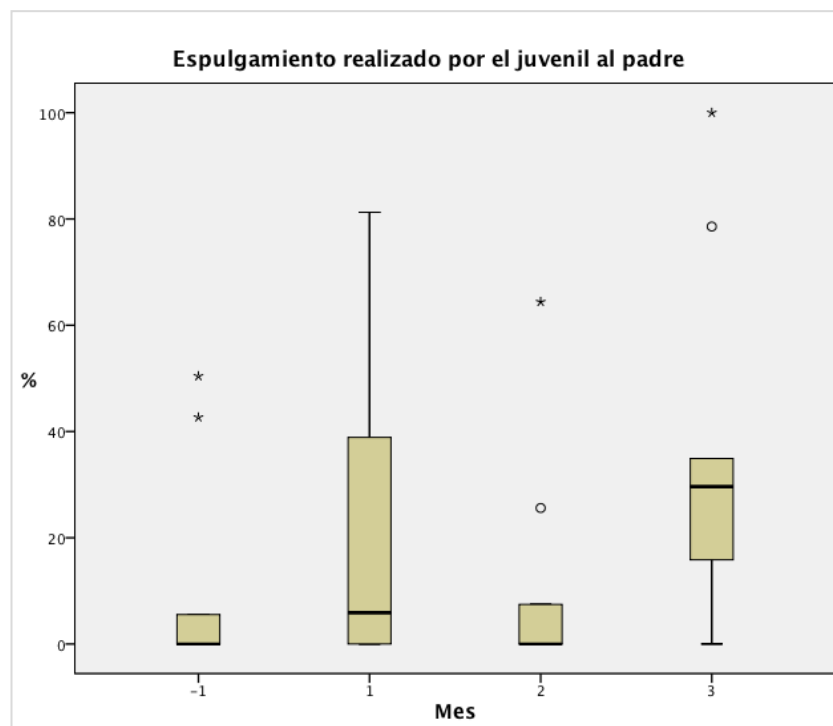


Figura 4.11. Espulgamiento realizado por el juvenil al padre (%) durante los meses -1, 1, 2 y 3.

Además, también se hallaron diferencias significativas en el espulgamiento con el padre cuando el juvenil era receptor de la interacción (figura 4.12) entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,014$). Los análisis post-hoc indicaron que el padre espulgaba más al juvenil en el mes anterior al nacimiento de las crías en comparación al segundo mes después de su nacimiento (*Wilcoxon*, $n=9$; $Z=-2,666$; $p=0,008$) y también se observó una cercanía a la significación hallando más espulgamiento antes del nacimiento en relación al mes 3 (*Wilcoxon*, $n=9$; $Z=-2,073$; $p=0,038$); para el resto de comparaciones entre los meses no se hallaron diferencias significativas ($p>0,0083$).

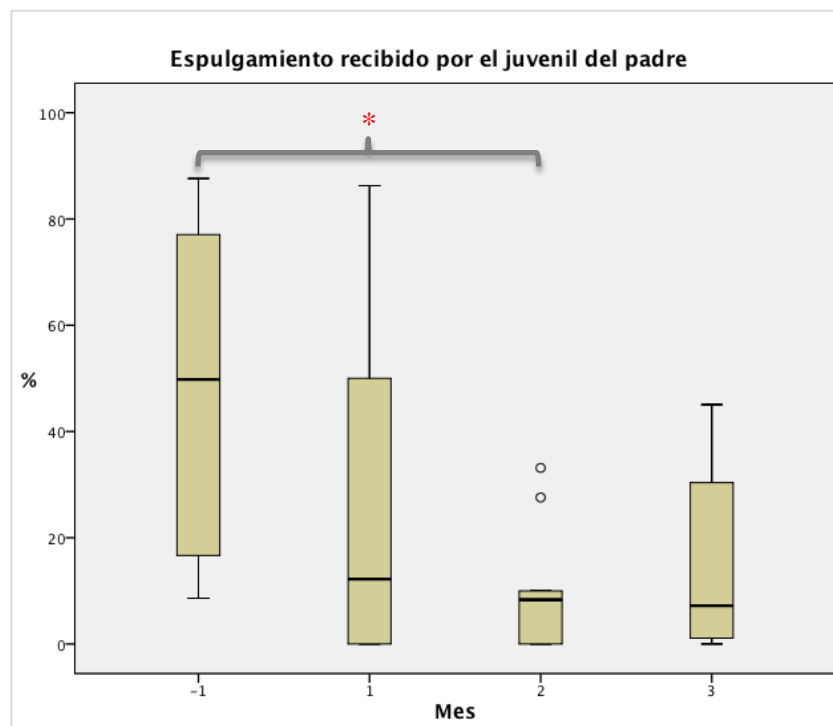


Figura 4.12. Espulgamiento recibido por el juvenil del padre (%) durante los meses -1, 1, 2 y 3.

b) Comparaciones dentro de los meses 1, 2 y 3 con el resto del grupo mientras transportan o no a las crías

Los resultados indican que el juvenil tenía más interacciones de espulgamiento, ya fuera como actor o receptor de la acción, con el resto de miembros del grupo en su totalidad cuando éstos no estaban transportando a las crías (figura 4.13) dentro del mes 1 (Wilcoxon, $n=11$; $Z=-2,578$; $p=0,010$), del mes 2 (Wilcoxon, $n=11$; $Z=-2,666$; $p=0,008$) y del mes 3 (Wilcoxon, $n=11$; $Z=-2,934$; $p=0,003$).

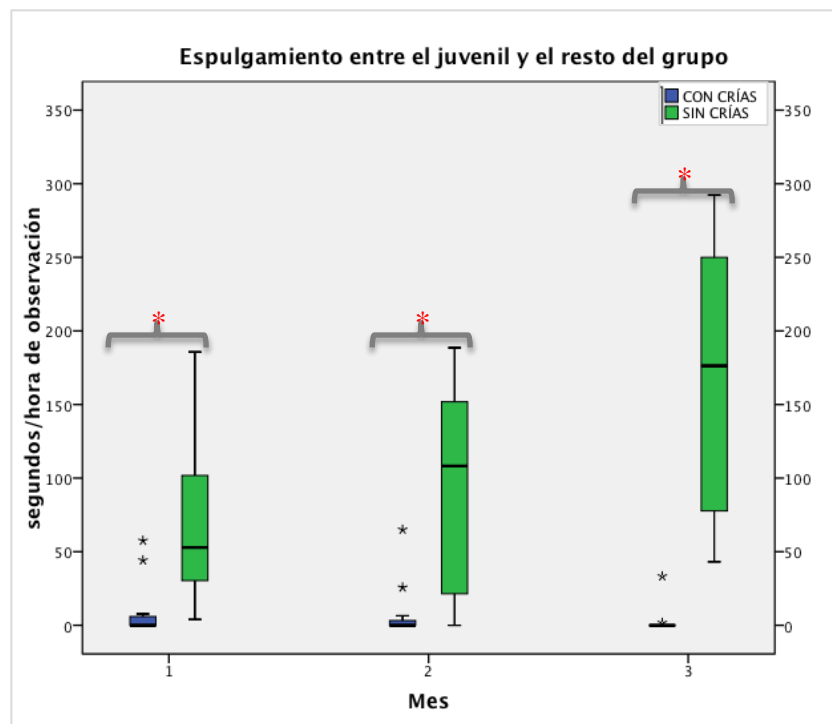


Figura 4.13. Espulgamiento entre el juvenil y el resto de miembros del grupo mientras éstos transportaban o no a las crías (segundos/hora de observación).

Por otro lado, la variable espulgamiento juvenil-hermano mayor (figura 4.14) presentaba valores más altos cuando el hermano mayor no estaba transportando a las crías en el mes 2 (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-2,201$; $p=0,028$) y en el mes 3 (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-2,366$; $p=0,018$); en el mes 1 no se encontraron diferencias significativas (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-0,507$; $p=0,612$).

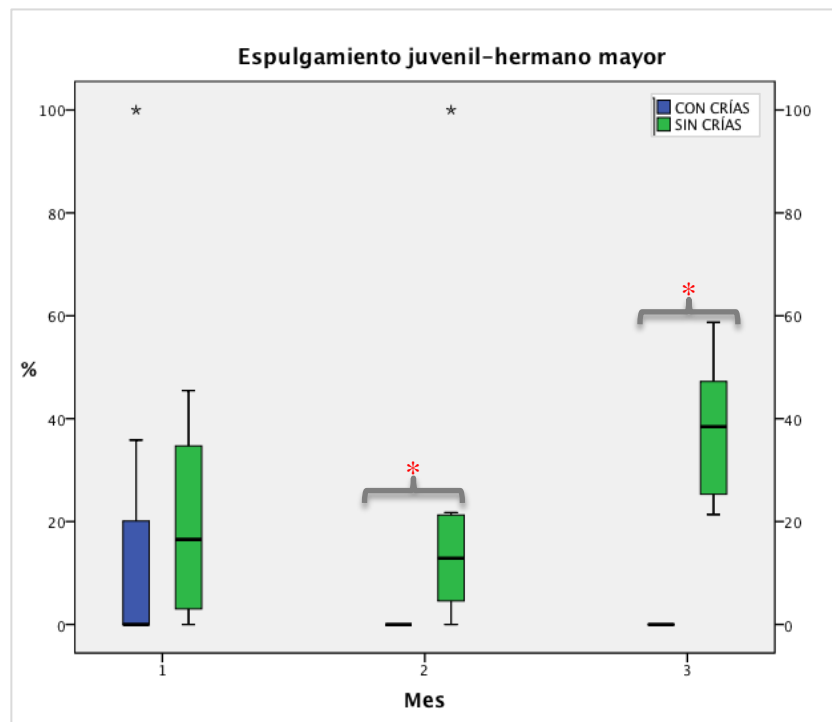


Figura 4.14. Espulgamiento entre el juvenil y el hermano mayor mientras transporta o no a las crías (%).

Por otra parte, el espulgamiento entre el juvenil y la madre fue mayor cuando la madre no estaba transportando a las crías en los meses 1 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-2,666$; $p=0,008$), 2 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-2,521$; $p=0,012$) y en el 3 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-2,934$; $p=0,003$). En la figura 4.15 se puede observar que no hubo espulgamiento entre la madre y el juvenil mientras ésta estaba transportando a las crías, de ahí la significación en los contrastes realizados.

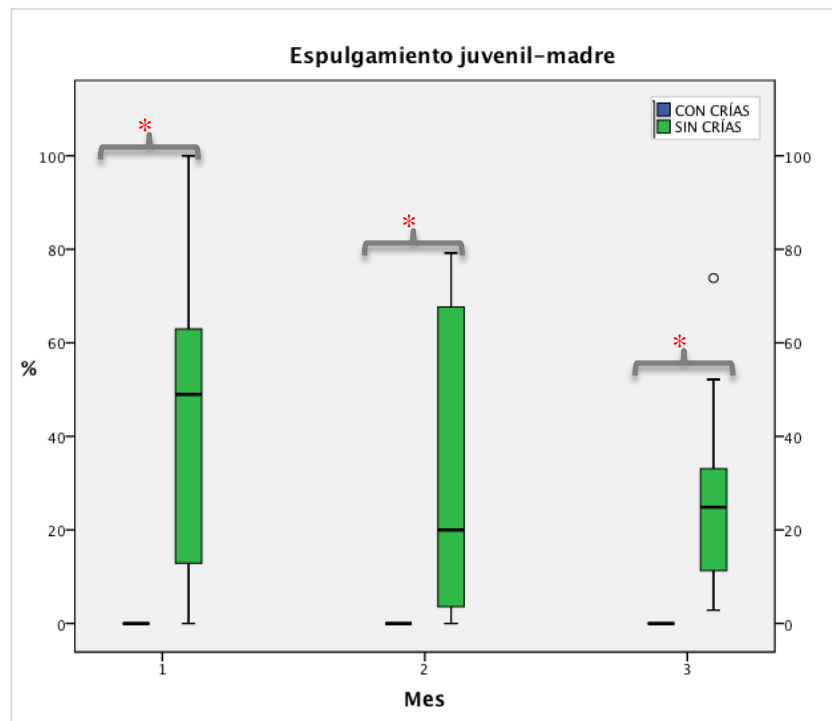


Figura 4.15. Espulgamiento entre el juvenil y la madre mientras transporta o no a las crías (%).

En el espulgamiento entre el juvenil y el padre mientras transportaba o no a las crías no se han encontrado diferencias significativas dentro de cada uno de los meses [mes 1 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,840$; $p=0,401$); mes 2 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,943$; $p=0,345$); mes 3 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,067$; $p=0,286$)].

- Contacto

a) Comparaciones entre los meses -1, 1, 2 y 3

Sí se obtuvieron diferencias significativas en el contacto entre el juvenil y el resto de miembros del grupo entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,04$). En los análisis post-hoc no se hallaron diferencias entre ninguna pareja de meses en concreto ($p>0,0083$) aunque gráficamente (figura 4.16) sí se puede observar una ligera disminución del contacto en el segundo mes después del nacimiento de las crías.

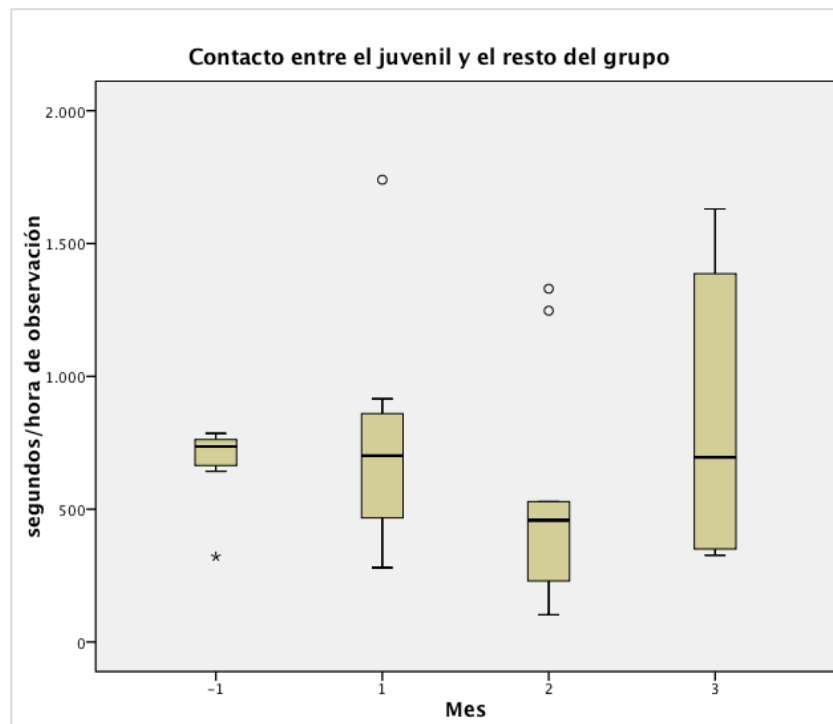


Figura 4.16. Contacto entre el juvenil y el resto de miembros del grupo (segundos/hora de observación) durante los meses -1, 1, 2 y 3.

Sin embargo, en los análisis de las conductas de contacto entre el juvenil y cada individuo por separado no se hallaron diferencias significativas entre los meses -1, 1, 2 y 3, ni con el hermano mayor (*Friedman*, $n=7$; $gl=3$; $p=0,968$), ni con la madre (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,0506$), ni tampoco con el padre (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,865$).

b) Comparaciones dentro de los meses 1, 2 y 3 con el resto del grupo mientras transportan o no a las crías

Se observó más contacto entre el juvenil y el resto de miembros del grupo en su totalidad cuando éstos no estaban transportando a las crías (figura 4.17) dentro del mes 2 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-2,401$; $p=0,008$) y del mes 3 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-2,845$; $p=0,004$). En el mes 1 no se hallaron diferencias significativas (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,511$; $p=0,131$).

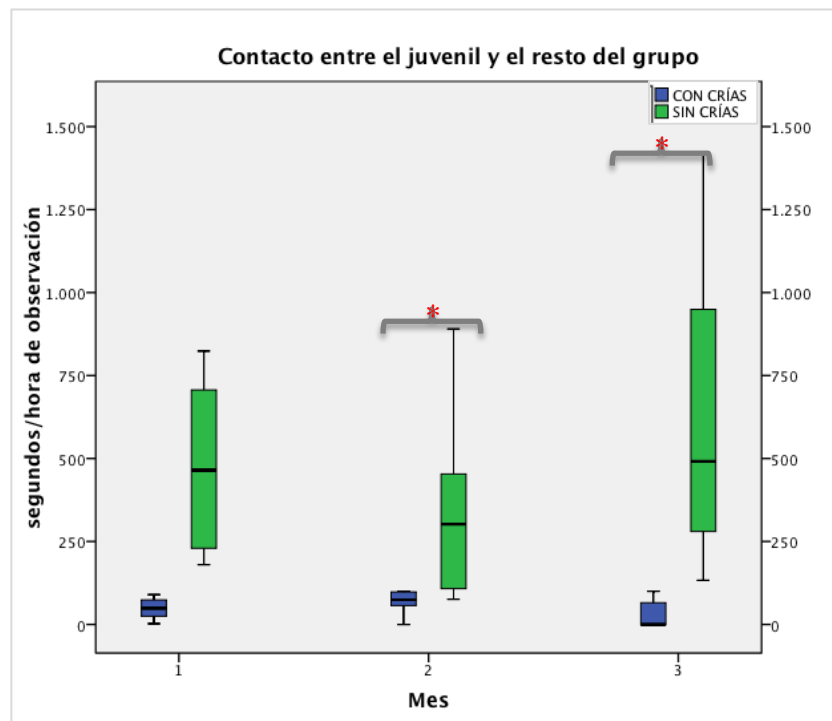


Figura 4.17. Contacto entre el juvenil y el resto de miembros del grupo mientras éstos transportan o no a las crías (segundos/hora de observación).

En el caso del contacto del juvenil con el hermano mayor mientras transportaba o no a las crías no se obtuvieron diferencias significativas en ninguno de los meses [mes 1 (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-1,014$; $p=0,310$), mes 2 (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-0,507$; $p=0,612$)]. Aunque en el mes 3 el valor es cercano a la significación (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-1,859$; $p=0,063$) siendo el contacto entre el juvenil y el hermano mayor ligeramente superior mientras no transportaba a las crías.

En la relación de contacto del juvenil con la madre mientras transportaba o no a las crías tampoco se obtuvieron diferencias significativas en ninguno de los meses [mes 1 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,600$; $p=0,110$), mes 2 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,600$; $p=0,110$), mes 3 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,622$; $p=0,534$)].

Sin embargo, en la relación de contacto del juvenil con el padre (figura 4.18) se obtuvo lo contrario, es decir, se registró más contacto cuando el padre estaba transportando a las crías dentro del mes 1 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-2,934$; $p=0,003$) y en el mes 2 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-2,667$; $p=0,008$). En el mes 3 no se hallaron diferencias significativas (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,267$; $p=0,790$).

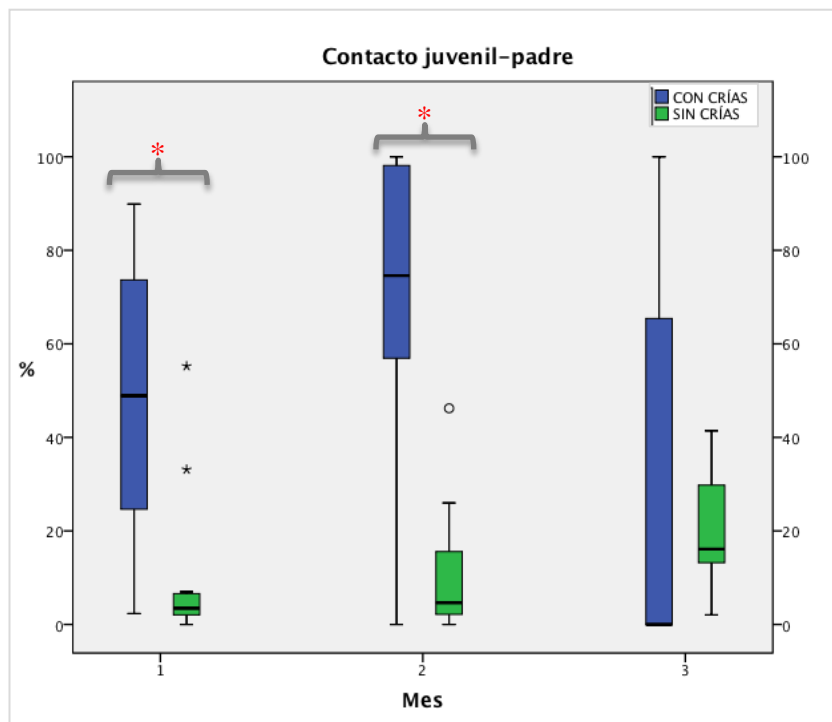


Figura 4.18. Contacto entre el juvenil y el padre mientras transporta o no a las crías (%).

- Índices de Responsabilidad del contacto (IR)

a) Comparaciones entre los meses -1, 1, 2 y 3

En el análisis del IR del juvenil con el hermano mayor no se hallaron diferencias significativas entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=7$; $gl=3$; $p=0,207$), aunque, gráficamente (figura 4.19) se puede observar como es la relación de contacto entre el juvenil y el hermano mayor y se puede afirmar que la responsabilidad es del juvenil ya que en todos los meses en mayor o menor medida los valores del IR son superiores al 20%, aunque se aprecia una ligera disminución en los meses 1 y 2.

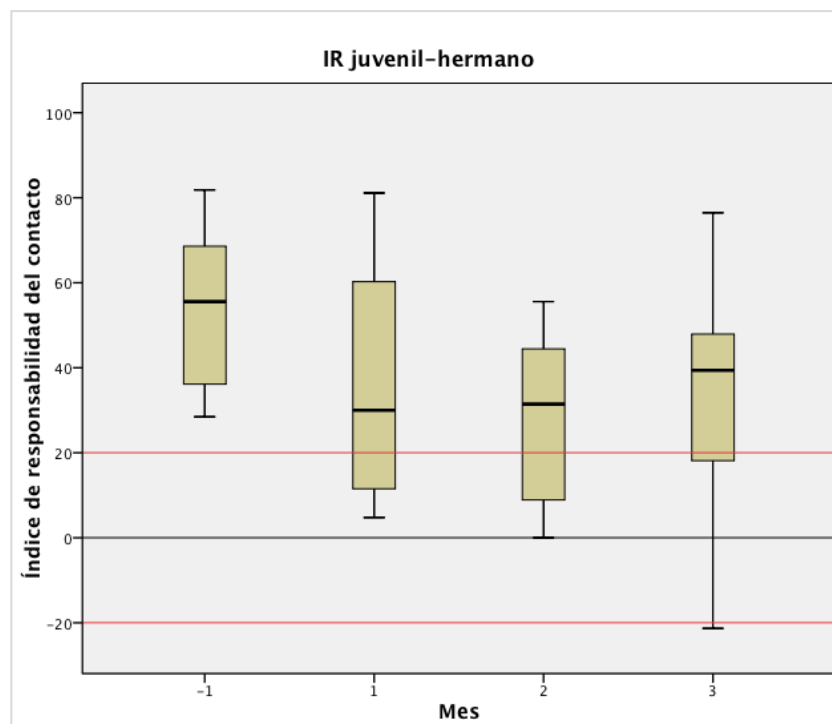


Figura 4.19. Índice de responsabilidad del contacto juvenil-hermano mayor (%) en los meses -1, 1, 2 y 3.

Así mismo, no se han hallado diferencias significativas entre los IR juvenil-madre entre los meses -1, 1, 2 y 3 (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,572$). En la figura 4.20 se puede apreciar que en el mes anterior al nacimiento de las crías y en el posterior, el IR juvenil-madre es similar y el responsable del mantenimiento del contacto es el juvenil ($IR > +20$), mientras que a partir del segundo mes no se puede identificar a un responsable de la interacción ($+20 > IR > -20$).

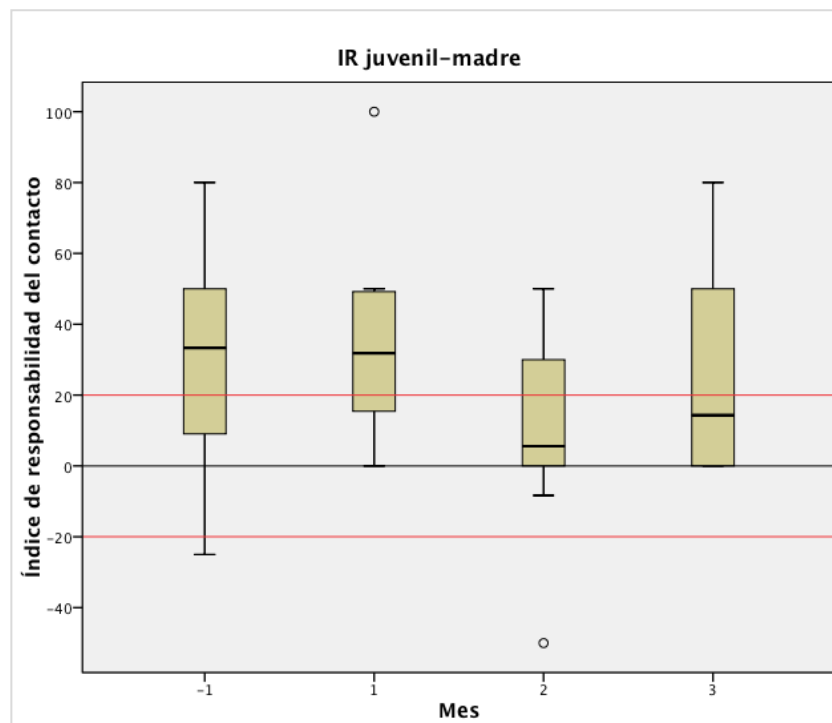


Figura 4.20. Índice de responsabilidad del contacto juvenil-madre (%) en los meses -1, 1, 2 y 3.

En el análisis de los IR entre los meses -1, 1, 2 y 3 se obtuvieron diferencias significativas en el caso del IR juvenil-padre (*Friedman*, $n=9$; $gl=3$; $p=0,05$). Concretamente, se registró una disminución del IR (figura 4.21) desde el primer mes tras el nacimiento de las crías donde la responsabilidad del contacto recaía en el juvenil hasta el segundo mes donde el IR alcanza valores próximos a 0 y, por tanto, no se puede determinar quién es el responsable de dicho contacto (*Wilcoxon*, $n=9$; $Z=-2,666$; $p=0,008$); para el resto de comparaciones entre los meses no se hallaron diferencias significativas ($p>0,0083$).

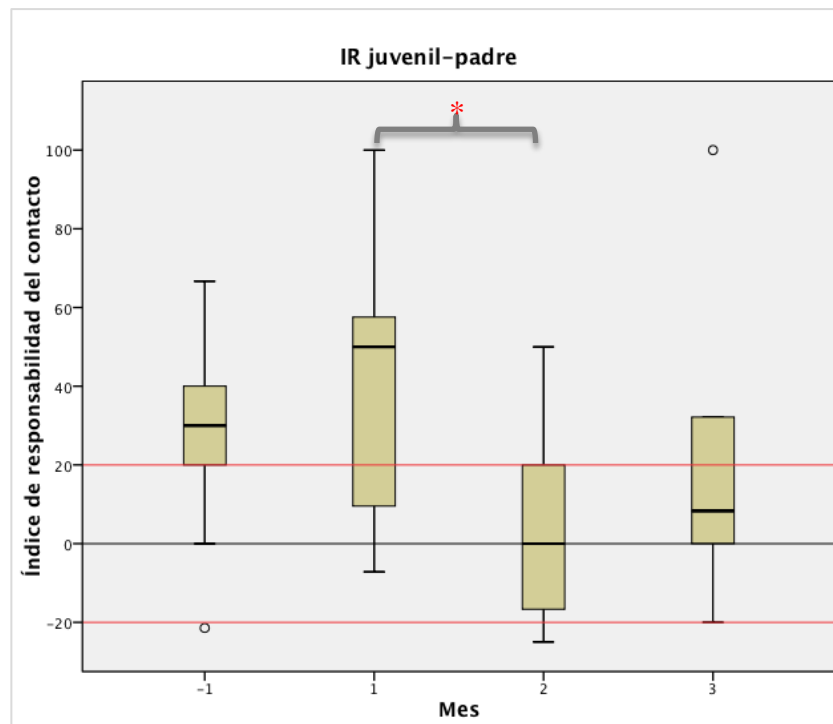


Figura 4.21. Índice de responsabilidad del contacto juvenil-padre (%) en los meses -1, 1, 2 y 3.

b) Comparaciones dentro de los meses 1, 2 y 3 con el resto del grupo mientras transportan o no a las crías

No se obtuvieron diferencias significativas en el IR total entre el juvenil y el resto del grupo mientras transportaban o no a las crías en ninguno de los meses [mes 1 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,356$; $p=0,722$), mes 2 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,334$; $p=0,182$), mes 3 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,445$; $p=0,657$)]. En todos los meses, los valores de IR entre el juvenil y el resto de miembros del grupo ya sea transportando o no a las crías fueron positivos aunque inferiores a 20 por lo que no se pudo determinar un responsable de la interacción.

Sin embargo, sí se obtuvieron diferencias significativas en el IR juvenil-hermano mayor mientras transportaba o no a las crías dentro del mes 1 (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-2,366$; $p=0,018$). Gráficamente (figura 4.22) se observa que mientras que el hermano mayor transportaba a las crías, la responsabilidad de mantener el contacto era del hermano mayor, mientras que si el hermano mayor no estaba transportándolas, la responsabilidad era del juvenil en el mes 1. En los meses 2 (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-0,314$; $p=0,753$) y 3 (*Wilcoxon*, $n=7$; $Z=-0,338$; $p=0,735$) no se obtuvieron diferencias significativas.

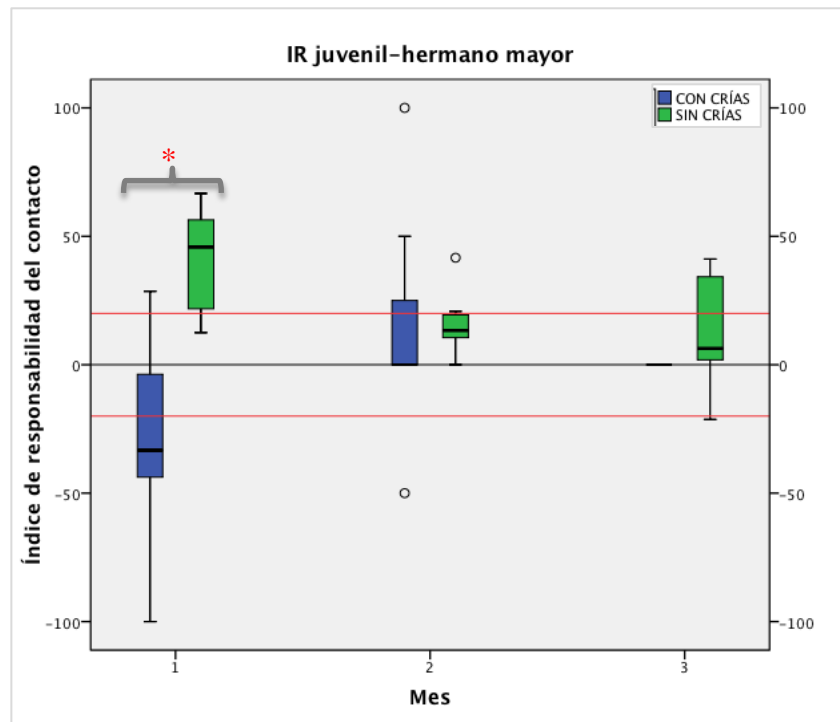


Figura 4.22. Índice de responsabilidad del contacto juvenil-hermano mayor mientras transporta o no a las crías (%).

Por otro lado, respecto a la variable IR juvenil-madre no se hallaron diferencias significativas en ninguno de los meses [mes 1 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,580$; $p=0,114$) y mes 3 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,338$; $p=0,735$)], aunque en el mes 2 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-1,785$; $p=0,074$) los valores de p son cercanos a la significación por el hecho de que cuando la madre transportaba a las crías el IR era cercano al 0 y cuando no las estaba transportando el IR aumentaba ligeramente aunque con valores menores de 20.

En el caso del IR juvenil-padre, no se hallaron diferencias significativas mientras el padre transportaba o no a las crías en ninguno de los meses [mes 1 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,459$; $p=0,646$), mes 2 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,280$; $p=0,779$), mes 3 (*Wilcoxon*, $n=11$; $Z=-0,980$; $p=0,327$)]. Los valores de IR entre el juvenil y el padre ya sea transportando o no a las crías fueron positivos aunque inferiores a 20 por lo que no se pudo determinar un responsable de la interacción excepto en el mes 1 que el valor fue superior a 20 mientras que el padre no transportaba a las crías, por lo que la responsabilidad del contacto era del juvenil.

Tabla 4.2. Medias \pm desviación típica de los valores de IR mientras el individuo con el que interacciona el juvenil transportaba o no a las crías en el periodo postnacimiento de hermanos en los meses 1, 2 y 3.

IR	MES	TRANSPORTE DE CRÍAS	
		NO	SI
total	1	16,7 \pm 19,6	17,1 \pm 36,2
	2	16,1 \pm 17,7	6,8 \pm 36,2
	3	8,4 \pm 16,4	14,5 \pm 31,1
juvenil-hermano mayor	1	40,2 \pm 21,6	-28,5 \pm 41,2
	2	16,4 \pm 13,0	14,3 \pm 47,6
	3	14,1 \pm 23,2	14,3 \pm 37,8
juvenil-madre	1	31,448249 \pm 31,4	9,1 \pm 33,6
	2	22,3 \pm 40,3	-1,5 \pm 5,0
	3	20,7 \pm 37,9	27,3 \pm 41,0
juvenil-padre	1	29,5 \pm 62,0	12,8 \pm 55,0
	2	13,1 \pm 71,2	14,5 \pm 33,8
	3	16,3 \pm 31,3	4,55 \pm 15,1

4.1.4. Correlación transporte-conductas agonísticas

En el análisis del transporte que recibieron los sujetos de estudio en sus primeras meses de vida y las conductas agonísticas surgidas en el periodo postnacimiento de hermanos con el hermano mayor, la madre y el padre en su conjunto, no se obtuvieron diferencias significativas en los dos primeros meses [mes 1 (*Spearman*, $n=25$; $r=-0,200$; $p=0,338$) y mes 2 (*Spearman*, $n=25$; $r=-0,092$; $p=0,661$)] aunque si se halló una correlación positiva (figura 4.23) en el mes 3 (*Spearman*, $n=25$; $r=0,433$; $p=0,031$).

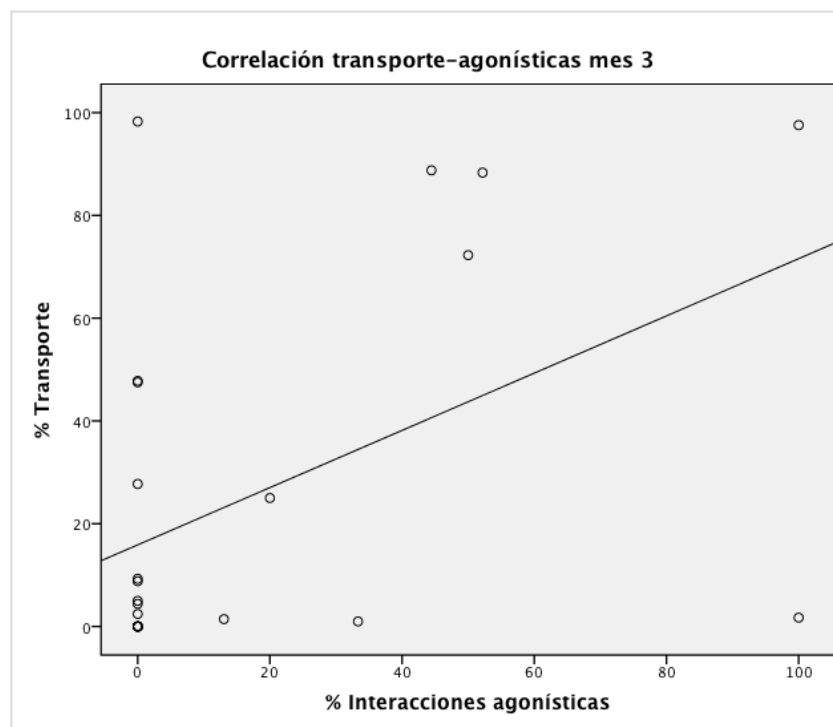


Figura 4.23. Correlación entre el transporte que recibieron los sujetos de estudio por parte de cualquiera de los miembros del grupo y las interacciones agonísticas que surgieron entre los juveniles y cualquiera de ellos en el mes 3.

Tabla 4.3. Resumen de los resultados de las conductas agonísticas (a=actor juvenil; r=receptor juvenil; H=hermano mayor; M=madre; P=padre; NS=no significativo; cercano a la significación en color gris; *=significativo).

HIPÓTESIS		ANÁLISIS de VARIABLES	RESULTADOS	
			n	Contrastes entre los meses -1, 1, 2 y 3
CONFLICTO	CONDUCTAS AGONÍSTICAS	Agonísticas total	9	NS
		a Agonísticas total	9	*p=0,032 -1<2 (p=0,042); -1<3 (p=0,018)
		r Agonísticas total	9	NS
		Agonísticas H	7	NS
		a Agonísticas H	7	NS
		r Agonísticas H	7	NS
		Agonísticas M	9	NS
		a Agonísticas M	9	NS
		r Agonísticas M	9	NS
		Agonísticas P	9	NS
		a Agonísticas P	9	NS
		r Agonísticas P	9	NS

Tabla 4.4. Resumen de los resultados de las conductas agonísticas con/sin transporte de crías (a=actor juvenil; r=receptor juvenil; H=hermano mayor; M=madre; P=padre; NS=no significativo; cercano a la significación en color gris; *=significativo; -C=sin transporte de crías; +C=con transporte de crías).

HIPÓTESIS		ANÁLISIS de VARIABLES CON/SIN TRASPORTE DE CRÍAS	RESULTADOS			
			n	Mes 1	Mes 2	Mes 3
CONFLICTO	CONDUCTAS AGONÍSTICAS	Agonísticas total	11	NS	NS	*p=0,012 (-C>+C)
		a Agonísticas total	11	NS	NS	NS
		r Agonísticas total	11	NS	NS	*p=0,012 (-C>+C)
		a Agonísticas H	7	NS	NS	NS
		r Agonísticas H	7	NS	(p=0.059)	NS
		a Agonísticas M	11	NS	NS	NS
		r Agonísticas M	11	NS	NS	NS
		a Agonísticas P	11	NS	NS	NS
		r Agonísticas P	11	NS	NS	*p=0,042 (-C>+C)

Tabla 4.5. Resumen de los resultados de las conductas relacionadas con el estrés (NS=no significativo; cercano a la significación en color gris; *=significativo).

HIPÓTESIS		ANÁLISIS de VARIABLES	RESULTADOS	
			n	Contrastes entre los meses -1, 1, 2 y 3
CONFLICTO	ESTRÉS	Autorrascado	9	NS
		Autoespulgamiento	9	NS
		Marcaje	9	NS
		<i>Squeal</i>	9	*p=0,008 -1>3 (p=0,021); 1>3(*p=0,008)
		Frecuencia de manipulación	9	*p=0,015 -1>3 (p=0,028)
		Tiempo de manipulación	9	NS

Tabla 4.6. Resumen de los resultados de las conductas afiliativas (a=actor juvenil; r=receptor juvenil; H=hermano mayor; M=madre; P=padre; NS=no significativo; cercano a la significación en color gris; *=significativo).

HIPÓTESIS		ANÁLISIS de VARIABLES	RESULTADOS	
			n	Contrastes entre los meses -1, 1, 2 y 3
REDISTRIBUCIÓN DE LA INVERSIÓN PARENTAL	CONDUCTAS AFILIATIVAS	Juego total	9	NS
		Juego H	7	NS
		Juego M	9	NS
		Juego P	9	NS
		Espulgamiento total	9	(p=0,057)
		a Espulgamiento	9	NS
		r Espulgamiento	9	NS
		Espulgamiento H	7	*p=0,047 -1<3 (p=0,028); 1<3 (p=0,043)
		a Espulgamiento H	7	NS
		r espulgamiento H	7	(p=0,075)
		Espulgamiento M	9	NS
		a espulgamiento M	9	NS
		r espulgamiento M	9	NS
		Espulgamiento P	9	*p=0,005 -1>2 (*p=0,008); -1>3 (p=0,021); 1>2 (p=0,018)
		a Espulgamiento P	9	*p=0,049 -1<3 (p=0,05); 1>2 (p=0,043); 2<3 (p=0,036)
		r Espulgamiento P	9	*p=0,014 -1>2 (*p=0,008); -1>3 (p=0,038)
		Contacto total	9	*p=0,04
		Contacto H	7	NS
		Contacto M	9	NS
		Contacto P	9	NS
		IR total	9	NS
		IR H	7	NS
		IR M	9	NS
		IR P	9	*p=0,05 1>2 (*p=0,008) → IR ₁ =39,9; IR ₂ =3,43

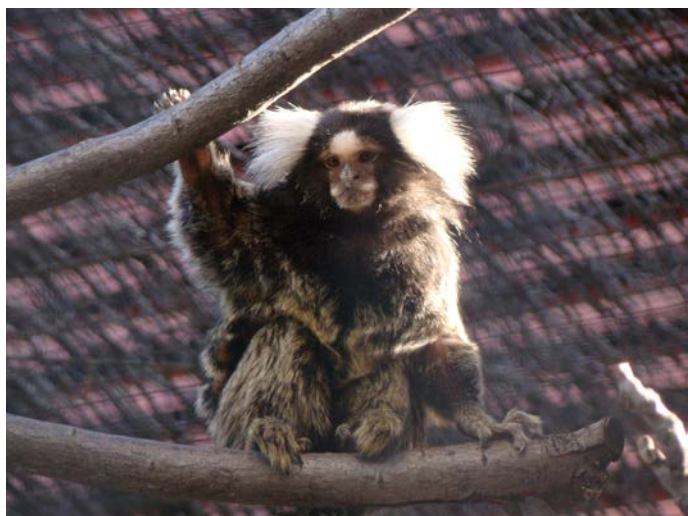
Tabla 4.7. Resumen de los resultados de las conductas afiliativas con/sin transporte de crías (a=actor juvenil; r=receptor juvenil; H=hermano mayor; M=madre; P=padre; NS=no significativo; cercano a la significación en color gris; *=significativo; -C=sin transporte de crías; +C=con transporte de crías).

HIPÓTESIS		ANÁLISIS de VARIABLES CON/SIN TRANSPORTE DE CRÍAS	RESULTADOS			
			n	Mes 1	Mes 2	Mes 3
REDISTRIBUCIÓN DE LA INVERSIÓN PARENTAL	CONDUCTAS AFILIATIVAS	Espulgamiento total	11	*p=0,010 (-C>+C)	*p=0,008 (-C>+C)	*p=0,003 (-C>+C)
		Espulgamiento H	7	NS	*p=0,028 (-C>+C)	*p=0,018 (-C>+C)
		Espulgamiento M	11	*p=0,008 (-C>+C)	*p=0,012 (-C>+C)	*p=0,003 (-C>+C)
		Espulgamiento P	11	NS	NS	NS
		Contacto total	11	NS	*p=0,016 (-C>+C)	*p=0,004 (-C>+C)
		Contacto H	7	NS	NS	(p=0.063)
		Contacto M	11	NS	NS	NS
		Contacto P	11	*p=0,003 (-C<+C)	*p=0,008 (-C<+C)	NS
		IR total	11	NS	NS	NS
		IR H	7	*p=0,018 (IR _{1-C} =40; IR _{1+C} =-28)	NS	NS
		IR M	11	NS	(p=0.074)	NS
		IR P	11	NS	NS	NS

Tabla 4.8. Resumen de los resultados de la correlación transporte-conductas agonísticas (H=hermano mayor; M=madre; P=padre; NS=no significativo; *=significativo).

HIPÓTESIS	ANÁLISIS de VARIABLES CON/SIN TRASPORTE DE CRÍAS	Correlación			
		n	Mes 1	Mes 2	Mes 3
RELACIÓN ENTRE EL GRADO DE INVERSIÓN PARENTAL Y LA POSIBLE EXISTENCIA DE CONFLICTO	Correlación Transporte- Agonísticas H,M,P	25	NS	NS	*p=0,031, r=0,433

5. DISCUSIÓN



5. Discusión

El objetivo del presente estudio era evaluar si el nacimiento de nuevas crías supone un conflicto entre los juveniles de marmosete común (*Callithrix jacchus*) y sus cuidadores, tal y como se ha visto en otras especies de primates (*Saguinus oedipus*- Achenbach & Snowdon, 1998 -; *Macaca fuscata*- Schino & Troisi, 2001-; *Macaca mulatta*- DeVinney *et al.*, 2001, 2003-). En el caso del marmosete común (y de los calitricidos en general), el nacimiento de gemelos que suponen normalmente más del 20 % del peso total de la madre (Snowdon & Ziegler, 2007) se asocia con grandes demandas en la gestación y la lactancia así como con dificultades mecánicas a la hora de transportar a dos crías pesadas, lo que hace que para las hembras resulte complicado cuidar a las crías ellas solas (Stevenson & Rylands, 1988; Rothe *et al.*, 1993; Tardif *et al.*, 1993; Kinzey, 1997). Por esta razón, la colaboración del padre y de los hermanos mayores se convierte en un factor importante en la expresión del cuidado parental. La mayoría de autores sugieren que es la madre la que está principalmente influenciada por el tamaño de grupo, reduciendo la cantidad de cuidados cuando hay otros cuidadores disponibles (Ingram, 1977) y aumentando los cuidados que realiza en ausencia de cooperantes o en el caso de que disminuyan los cuidados por parte del padre (Arruda *et al.*, 1986; Yamamoto *et al.*, 1987; Yamamoto, 1990).

Según la Teoría del Conflicto Parento-filial de Trivers (1974) el nacimiento de hermanos podría ser un evento que, potencialmente, originara un cambio en la distribución de la inversión parental del juvenil a las crías. Contextualizándolo en el presente estudio, si el nacimiento de hermanos supone un conflicto entre el juvenil y el resto de miembros del grupo, se espera que dicho conflicto aparezca con todos los individuos que han participado en la crianza y que este sea más notable con aquellos que han invertido más en el cuidado de los juveniles cuando estos aún eran crías. Como resultado de ese conflicto, se esperaba que tras el nacimiento de los nuevos hermanos se observara un aumento de las conductas agonísticas entre los juveniles y las figuras principales de apego, que en este caso, podrían ser el padre, la madre y/o

los hermanos mayores (cooperantes) dado que se trata de un sistema de crianza cooperativa.

Existen hallazgos que indican que el nacimiento de hermanos supone un conflicto parento-filial que se manifiesta en un aumento de los comportamientos agonísticos que dirigen los progenitores hacia la descendencia anterior, como por ejemplo en el caso de juveniles de monos Rhesus (*Macaca mulatta*) (DeVinney *et al.*, 2001, 2003) en los que se observó un aumento de las agresiones por parte de la madre de forma marcada inmediatamente después del nacimiento de hermanos. También hay evidencias en calitrícidos, como por ejemplo en la especie *Callimico goeldii* (Lyon *et al.*, 1985), donde el grupo de estudio lo componían la pareja reproductora y tres hembras descendientes de diferentes edades. En este caso, se obtuvo como resultado un aumento de las agresiones que realizaba la madre pero, esta vez, dirigido hacía la hembra de dos años de edad (la más mayor de la todas) provocando así su periferalización.

Así mismo, Achenbach y Snowdon (1998) analizaron el efecto del nacimiento de hermanos en otro calitrícido, *Saguinus oedipus*, y también hallaron un aumento en el conflicto con los padres después del nacimiento de las crías registrando un aumento de las agresiones que dirigían los padres hacia los juveniles.

Sin embargo, en nuestro estudio los resultados obtenidos no evidencian un aumento de las conductas agonísticas totales en el grupo, ni tampoco entre el juvenil y cada uno de los individuos por separado después del nacimiento de las crías. Una posible explicación podría estar relacionada con una de las características principales de los calitrícidos, que es que viven en sistemas de crianza cooperativa en los que las tasas de agresión suelen ser bajas y el comportamiento agresivo se presenta con más frecuencia en contextos de alimentación (Goldizen, 1989; Baker *et al.*, 1993; Digby, 1995b; Garber, 1997; Kostrub, 2003) o tras cambios en la composición grupal (Lazaro-Perea *et al.*, 2000). En este caso, aunque sí existió un cambio en la composición grupal tras el nacimiento de los hermanos menores, el análisis de las conductas agonísticas no parecía mostrar un aumento de las agresiones con el juvenil de forma generalizada. El nacimiento de las crías debe suponer un cambio en las actividades de los padres y los cooperantes y, por tanto, un

cambio en el tiempo que dedican a las actividades que ya venían realizando antes de que nacieran las crías. A pesar de que los rechazos de los padres inicialmente puedan dar lugar a estrés y a las rabietas de los juveniles, según el modelo de Altmann (1980), éstos aprenden pronto a reestructurar sus horarios para obtener atención sin interferir en el mantenimiento de las actividades de sus padres. Cabe destacar que todos los sujetos de estudio pasaron a ser juveniles justo en el momento del nacimiento de las crías donde contaban con 5 meses de edad, por lo que se supone que dichos sujetos estaban en proceso de maduración y aunque prácticamente ya no recibían cuidados por parte del grupo (no eran transportados y ya habían sido destetados aunque sí había compartición de alimento), podían estar atravesando una etapa de cambio en la que tendrían que aprender a desvincularse de sus cuidadores. Por otra parte, el registro de datos se realizó fuera de los periodos de alimentación donde probablemente se hubieran podido observar más fácilmente las interacciones agonísticas debido a que el alimento estaba concentrado en un único punto. Sin embargo, no se consideró este contexto como el adecuado para medir este tipo de interacciones debido a que no era representativo de la situación generalizada del grupo, aunque hubiera sido interesante analizarlo ya que nos hubiera aportado información acerca de la posición jerárquica de los juveniles inferido a través de los turnos de alimentación de los individuos.

Por otro lado, en la etapa juvenil es habitual que los marmosetes interactúen con todos los miembros del grupo más de lo que lo hacían anteriormente ya que son capaces de solicitar espulgamiento o espulgar a otros con destreza (Hoage, 1982; Snowdon & Soini, 1988; Stevenson & Rylands, 1988) y, también es normal que se vean envueltos en peleas con sus gemelos ya que esto servirá más adelante para determinar diferencias en el estatus (Stevenson & Poole, 1976; Kleiman, 1979; Sutcliffe & Poole, 1984). El hecho de que sean capaces de interactuar con otros individuos en más ocasiones que en etapas del desarrollo anteriores podría explicar que se haya obtenido un mayor número de conductas agonísticas realizadas por el juvenil hacia el resto del grupo en los meses 2 y 3 tras el nacimiento de las crías, lo cual podría estar asociado en mayor medida con la propia maduración de los juveniles más que con el hecho de que el nacimiento de las crías esté interfiriendo en

su comportamiento. A partir del segundo mes de vida de las nuevas crías, éstas comienzan a ser independientes lo que podría suponer un aumento de la interacción (o del intento) de los juveniles con las mismas, lo que a su vez podría relacionarse con un aumento de las conductas agonísticas con otros miembros del grupo ya que en este periodo las crías son especialmente vulnerables. Algunos comportamientos agonísticos tales como la piloerección parcial, las vocalizaciones “*ehr-ehr*” y el aplanamiento de los mechones de la cabeza (“*tufts flattened*”), pueden aparecer en una frecuencia baja, combinados con marcajes anogenitales en la etapa de cría (Yamamoto, 1993). En la etapa de juvenil, subadulto y adulto los cambios que se atribuyen relacionados con la maduración de los individuos son más cuantitativos que cualitativos. Es decir, que en la etapa de juvenil estos cambios conductuales aparecen más frecuentemente y de forma más consistente y en un contexto funcional a medida que se van desarrollando los individuos (Yamamoto, 1993). Además, cuando hay ítems alimenticios de alto valor, su captura casi siempre provoca la socialización de los miembros jóvenes del grupo, resultando en una variedad de interacciones sociales que van desde transferencia pasiva de comida a comportamientos agonísticos (Digby & Barreto, 1998). En nuestro caso, los datos no fueron registrados en periodos de alimentación, pero era habitual observar a individuos juveniles y subadultos mostrando curiosidad por objetos que había en el suelo tales como hojas o ramitas, que aunque no fueran ítems de alto valor podían dar lugar a situaciones que varían desde el juego a la agresión. Por tanto, estos resultados no son consistentes con los hallados por DeVinney *et al.* (2001, 2003) en juveniles de monos Rhesus (*Macaca mulatta*) en los que observaron un aumento de las agresiones por parte de la madre de forma marcada justo después del nacimiento de hermanos, lo que según estos autores podría representar una clave que ofrecen las madres a los juveniles para indicarles que el periodo de inversión parental ya ha terminado en relación al Modelo de Evaluación Dinámica planteado por Bateson (1994). En este caso, al tratarse de monos Rhesus donde el único cuidador es la madre, se entiende que se debe poner fin a la inversión parental en un juvenil para poder comenzar a invertir en la siguiente cría tras el nacimiento de ésta. Sin embargo, nuestros sujetos de estudio disponen de diferentes cuidadores (madre,

padre y ninguno, dos o cuatro hermanos mayores) que pueden proveer los cuidados necesarios a las dos crías recién nacidas y a los dos juveniles a la vez teniendo en cuenta que haya un reparto de tareas. Caperos (2009) estudió el conflicto durante la independencia de las crías en otro calitrícido, el tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*). En este estudio se esperaba la aparición de un conflicto conductual de las crías con ambos progenitores en relación a la cantidad y la duración de cada cuidado parental (lactancia, transporte y compartición de alimento). Los resultados indicaron que existía un conflicto materno-filial en el mes 2 en relación al transporte de las crías y en el mes 4 en relación a la lactancia pero no se hallaron evidencias de conflicto en relación al compartimento de alimento. Por otro lado, no se hallaron evidencias de conflicto paterno-filial a lo largo del desarrollo del tití de cabeza blanca en ninguno de los cuidados parentales salvo en el caso del transporte en los contextos de alimentación. Por tanto, estos resultados parecen indicar que aunque se trate de sistemas de crianza cooperativa, puede haber determinados contextos en los que surja el conflicto parento-filial. De igual manera, los marmosetes comunes viven en grupos sociales donde la cooperación y el compromiso rigen sus relaciones, aunque existan momentos puntuales de conflicto, puede ser que el nacimiento de hermanos no signifique para ellos una disrupción en su desarrollo. No obstante, en el estudio de Lyon *et al.* (1985) en *Callimico goeldii* donde también se obtuvo como resultado un aumento de las agresiones que realizaba la madre pero, en este caso, dirigido hacía la hembra de dos años de edad, los autores explican este hecho argumentando que el nacimiento de hermanos supone un cambio en la composición grupal y esta especie podría alcanzar su tamaño de grupo máximo con 5 individuos, lo que podría precipitar la dispersión de los hermanos mayores. Por tanto, esta situación no sería comparable con la que se plantea en este trabajo ya que nuestros sujetos de estudio son inmaduros en el momento del nacimiento de las crías. Por otro lado, en el estudio de Achenbach y Snowdon (1998) en *Saguinus oedipus* donde también hallaron un aumento de las agresiones que dirigían los padres hacia los sujetos de estudio, hay que destacar que la muestra analizada por estos autores incluía a 12 individuos, donde dos ellos ya eran adultos y otros tres subadultos en el momento del nacimiento de las crías, por lo que no todos eran juveniles a diferencia

de nuestra muestra. Así mismo, compararon los datos en bloques de dos semanas desde 8 semanas antes del nacimiento de las crías hasta 12 semanas después y consideraron aparte como un bloque único los datos del día del nacimiento. Achenbach y Snowdon (1998) no explicaron el aumento en las agresiones como un conflicto parento-filial originado por el nacimiento de las crías sino que sugirieron que el comportamiento de los juveniles parecía estar principalmente dirigido a ganar acceso a las nuevas crías y éstos parecían recibir agresiones de otros miembros del grupo cuando intentaban contactar con ellas. Sin embargo, en nuestro estudio, aunque obtuvimos que el contacto juvenil-padre se da en mayor medida cuando el padre estaba transportando a las crías, no se observaron más conductas agonísticas hacia el juvenil de forma significativa cuando los individuos estaban transportándolas, ni en general ni analizando las categorías por separado. De hecho, lo que observamos es que en el tercer mes hubo más interacciones agonísticas hacia el juvenil mientras los individuos con los que interaccionaba no estaban transportando a las crías (tanto con el resto de miembros del grupo en su totalidad como con el padre en concreto) pero este resultado se debe a que no se registraron conductas agonísticas en este mes durante el transporte de las crías ya que coincide con la etapa de la independencia locomotora de las mismas. Por otro lado, se obtuvo que las interacciones agonísticas que dirige el padre al juvenil eran ligeramente superiores (aunque no significativas) en el mes 1 mientras el padre estaba transportando a las crías debido a que no se registraron conductas agonísticas hacia el juvenil cuando el padre no estaba transportando a las crías y esto puede deberse a que el padre es el que realiza la mayoría del transporte de las crías durante el primer mes sumado a que las crías son totalmente dependientes por lo que esta actividad ocupa la mayor parte del tiempo. Considerando todos los resultados referentes a las conductas agonísticas, habría que destacar que no parece existir un conflicto parento-filial tras el nacimiento de las crías en el marmosete común y tampoco parece que los juveniles sufran un rechazo por parte de los cuidadores cuando están transportando a las crías aunque si se registró un aumento de las conductas agonísticas que dirigen los juveniles al resto del grupo que coincide con el inicio del periodo de independencia de las crías en el cual éstas son más vulnerables.

Por otro lado, si existiera un conflicto parento-filial relacionado con el nacimiento de hermanos esperaríamos encontrar respuestas de estrés en los juveniles tal y como se ha visto en otras especies (*Saguinus oedipus*- Achenbach y Snowdon (1998)- ; *Macaca mulatta*- DeVinney *et al.*, 2001, 2003-). Estas respuestas de estrés podrían estar relacionadas con la ruptura del vínculo con las figuras de apego, lo cual no aparece en nuestros resultados ya que ninguna de las conductas indicadoras de estrés muestran variaciones en los juveniles entre el mes anterior al nacimiento de hermanos y los meses posteriores.

Bowlby (1969) conceptualizó el apego entre las crías y sus padres como una relación en la cual las crías usan a uno o algunos adultos preferidos como una base segura desde la cual explorar y sentirse a salvo. Bowlby (1973) clasificó en tres fases las respuestas ante la separación de la madre a partir de estudios en niños: fase de protesta, fase de desesperación y fase de desapego. Muchas investigaciones en macacos (*Macaca sp*) han puesto de manifiesto que existe una respuesta bifásica de las crías ante la separación de la madre dándose primero el movimiento agitado y, posteriormente, la depresión conductual. Estas fases son consistentes, respectivamente, con las fases de protesta y desesperación en humanos (Hinde & Spencer- Booth, 1971; Laudenslager *et al.*, 1990; Boccia *et al.*, 1991). Sin embargo, no existen evidencias de que en los primates no-humanos exista una fase de desapego tras la reunión con el objeto de apego (Mineka & Suomi, 1978; Mason & Mendoza, 1998; Nakamichi *et al.*, 2001). Uno de los criterios operacionales del apego son los signos de agitación y estrés conductuales y fisiológicos cuando el individuo es separado forzosamente del objeto de apego (Mason & Mendoza, 1998). En relación a la Teoría Del Apego (Bowlby, 1969), estudios con primates no humanos, sobre todo con crías de monos ardilla (*Saimiri sp*) y macacos (*Macaca sp*), han demostrado que la separación de las figuras de apego activan todos los grandes sistemas de respuesta fisiológica y comportamental al estrés (Mineka & Suomi, 1978; Reite & Capitanio, 1985; Kraemer, 1992; Coe, 1993; Hennessy, 1997). Por tanto, al igual que en otros estudios (DeVinney *et al.*, 2001; Schino & Troisi, 2001) y debido a que esta teoría también estaría relacionada con la separación psicológica de las figuras de apego, es decir, con la ruptura del vínculo o

con la separación parcial, en nuestro trabajo se esperaba que se obtuvieran respuestas similares a las observadas en estudios de separación física de las principales figuras de apego. El nacimiento de hermanos podría suponer para los juveniles una “barrera” a la hora de interaccionar con los miembros del grupo como lo hacían anteriormente ya que a partir de ese momento esos individuos podrían estar más interesados en el cuidado de las crías que en las demandas de los juveniles por lo que se podrían observar signos de estrés o agitación y/o intentos de restablecer el vínculo por parte de los juveniles.

En estudios sobre la separación del padre en el marmosete común (*C. jacchus*), se ha demostrado que las crías no muestran signos de depresión conductual tras la separación y que la madre se ocupa de ellas en ausencia del padre, por lo que la madre parece determinar la cantidad de transporte en función del número de transportadores, compensándolo en su ausencia (Arruda *et al.*, 1986). Sin embargo, en este estudio no había ayudantes adultos presentes, por lo que los efectos de múltiples transportadores sobre la respuesta de las crías a la separación del padre no pudo ser evaluada (Kostan & Snowdon, 2002). Por otro lado, Chalmers y Locke-Haydon (1986) encontraron que el marmosete común mostraba signos de estrés tanto cuando las crías estaban físicamente separadas de su familia, como cuando los miembros de la familia eran tratados con un agente tranquilizante que reducía la respuesta a las crías. DeVinney *et al.* (2001, 2003) estudiaron los cambios en las relaciones con la madre en 31 monos Rhesus (*Macaca mulatta*) juveniles, una de sus conclusiones fue que los juveniles exhiben bajo estrés por el nacimiento de las crías.

En nuestro caso, en el que podía haber más de una figura de apego porque los sujetos de estudio pudieron recibir cuidados de diferentes individuos como por ejemplo la madre, el padre y/o los hermanos mayores (en los casos en los que los había) y teniendo en cuenta que todos los individuos del grupo se implican en el cuidado de las nuevas crías, sería predecible que el nacimiento de hermanos supusiera para los juveniles un evento estresante. Uno de los indicadores que analizamos fue el autorascado ya que está ligado psicológicamente a las hormonas del estrés (Bassett *et al.*, 2003; Troisi, 2002) y representa una herramienta fiable y no-invasiva para medir los niveles de estrés como ya ha sido ampliamente

demostrado en primates (Castles, Whiten & Aureli, 1999; Kutsukake, 2003; Palagi & Norscia, 2011). Otro de los indicadores de estrés utilizados en *C. jacchus* ha sido el marcaje (Bassett *et al.*, 2003) ya que al igual que el autorrascado es un método no invasivo. En este caso, al tratarse de juveniles no se podría inferir únicamente a través de los resultados del marcaje si los sujetos de estudio sufren o no estrés tras el nacimiento de las crías, ya que un incremento de esta variable también podría estar relacionado con la propia maduración de los juveniles debido a que esta conducta tiene mucha importancia en contextos sexuales y ya en la etapa de subadulto el marcaje anogenital aparece con regularidad aunque el marcaje esternal puede ser observado por primera vez (Kleiman & Mack, 1980; Hoage, 1982; French & Cleveland, 1984). Por último, se registró el autoespulgamiento ya que un aumento de esta conducta como respuesta a un evento negativo, ayuda a reducir la tensión y los niveles de estrés (Schino, Scucchi, Maestripieri & Turillazzi, 1988; Shutt, MacLarnon, Heistermann & Semple, 2007). Por tanto, si el nacimiento de las crías fuera un evento estresante para los juveniles, éstos podrían mostrar valores más altos de autorrascado, marcaje y/o autoespulgamiento ya que les ayudaría a reducir la tensión ocasionada por este acontecimiento. Los resultados en relación a las variables indicadoras de estrés apuntan en la misma dirección que los obtenidos en los análisis de las conductas agonísticas, es decir, que no existe un conflicto parento-filial y parecen indicar que el nacimiento de hermanos no es un evento estresante para los juveniles ya que en ninguna de estas tres variables (autorrascado, marcaje y autoespulgamiento) se ha observado un aumento en el periodo postnacimiento de hermanos. La explicación podría ser que en las especies con crianza cooperativa existe una variedad de individuos que potencialmente pueden proveer de cuidados a las crías: las madres proveen obligatoriamente la lactancia pero el transporte puede ser realizado tanto por el padre como por los hermanos mayores o los ayudantes no emparentados (Kostan & Snowdon, 2002), por lo que es posible que las principales figuras de apego no sean únicamente la madre y el padre y se estén compensando los cuidados que reciben las crías y los juveniles. En este sentido, Kostan y Snowdon (2002) demostraron en *Saguinus oedipus* que los padres y hermanos mayores eran los objetos principales de apego y que los cooperantes no emparentados también se

involucraban activamente en el cuidado de las crías, pudiendo servir como base segura cuando las crías se asustan. Por otro lado, puede que la situación experimental de separación física de los padres que realizaron Chalmers y Locke-Haydon (1986) no sea comparable con el efecto del nacimiento de los nuevos hermanos en el marmosete común, ya que estaríamos asumiendo que este evento supone una separación de las figuras de apego o una ruptura del vínculo con ellos cuando al tratarse de un sistema de crianza cooperativa donde todos los individuos del grupo invierten en el cuidado de las crías puede que no sea así. Las crías tienen una relación diferente con cada cuidador y dicha relación cambia a lo largo del desarrollo (Locke-Haydon & Chalmers, 1983; Cleveland & Snowdon, 1984). Además, habría que tener en cuenta que cada individuo del grupo se implica de diferente manera en el cuidado de las crías y uno de los factores que determina el grado de cuidado de las crías es, por ejemplo, la edad. Cuando el individuo es subadulto y ocurre el nacimiento de un nuevo par de gemelos, el sujeto participa mucho más en el transporte de la cría de lo que lo hacía cuando era juvenil (Ingram, 1977; Cleveland & Snowdon, 1984). Por tanto, los miembros de más edad transportan a las crías más a menudo (ej. Tardif *et al.*, 1992; Yamamoto & Box, 1997) y comparten más alimentos con las crías que los ayudantes más jóvenes (ej. Ferrari, 1987; Feistner & Price, 1990). Además, la madre limita sus cuidados a la lactancia y transporta menos a las crías que el padre y las rechaza más (Arruda *et al.*, 1986). El padre se implica en diferentes tareas como es el transporte y espulgamiento desde las primeras semanas y más tarde, la compartición de alimento, juego, protección y defensa de las crías. Esto le permite a la madre pasar considerables periodos de tiempo sin estar con las crías y así puede alimentarse e interactuar con los hermanos mayores (Ingram, 1977). Por ello, podría ser que el nacimiento de hermanos no suponga un evento estresante para los juveniles debido al reparto de tareas que se da en este sistema de crianza cooperativa.

Por otro lado, en relación a que este evento pudiera suponer una situación estresante y de conflicto para los juveniles, Trivers (1974) sugirió que éstos debían imitar o mimetizar etapas tempranas del desarrollo para provocar niveles altos de

cuidado parental que habitualmente se dan a individuos más jóvenes. Por tanto, se esperaba hallar un aumento de las vocalizaciones infantiles (*squeal*).

Achenbach y Snowdon (1998) observaron que los juveniles de *Saguinus oedipus* emitían más vocalizaciones infantiles el día del nacimiento de las crías que durante cualquier otro periodo anterior o posterior. Estos autores argumentaron que estas vocalizaciones podrían ser interpretadas como un comportamiento regresivo pero que de cualquier manera este aumento en las vocalizaciones infantiles ocurren en un contexto de intenso interés en las crías y un mayor conflicto con los padres por lo que podría ser mejor entendido como sumisión o una respuesta a los intentos frustrados de explorar a las crías. Sin embargo, en nuestro caso, no sólo no se observa un incremento del *squeal*, sino que aparece una disminución, lo que podría deberse a la no existencia de un conflicto con los padres o al menos no de forma continua, ya que podría ocurrir que en contextos concretos como durante la alimentación, sí se registren valores más altos de esta conducta al verse los juveniles desplazados cuando intentan comer. Por otro lado, esta disminución del *squeal* podría plantearse, según los Modelos de Evaluación Dinámica de Bateson (1994), como un cambio hacia la madurez ya que los juveniles podrían responder cooperativamente a las señales de los padres acelerando sus tasas de desarrollo.

La aparición de depresión conductual o inactividad social en los juveniles tras el nacimiento de hermanos ha sido demostrada en distintas especies de primates (*Cercopithecus aethiops* -Lee, 1983-; humanos -Stewart, Mobley, Van Tuyl & Salvador, 1987-). Por ello, nosotros esperábamos hallar un aumento de las variables indicadoras de aislamiento en los juveniles tras el nacimiento de las crías, como es la manipulación de objetos. Aunque Achenbach y Snowdon (1998) observaron que los juveniles de *Saguinus oedipus* pasaban menos tiempo aislados el día del nacimiento de las crías y que el tiempo que pasaban en proximidad con el padre y con la madre también aumentaba tanto el día del nacimiento como en las primeras dos semanas de vida de las nuevas crías. Sin embargo, estos autores interpretaron estos resultados como un intento de acceder a las crías por el interés que les generaba a los juveniles ya que no hubo cambios en la proximidad tras el nacimiento de las crías en los intervalos de tiempo en los que los padres no las estaban transportando.

En nuestro estudio, se halló una disminución en la frecuencia de manipulación de objetos que realizaban los juveniles del marmosete común en el mes 3 respecto del mes anterior al nacimiento de las crías. Si a este resultado le añadimos el hecho de que en el tercer mes tras el nacimiento de las crías hubo un aumento del espulgamiento de la diada juvenil-hermano mayor y también del espulgamiento del juvenil al padre, se podría interpretar esta disminución en la frecuencia de manipulación de objetos como resultado de un aumento en las interacciones sociales de los juveniles. En el tercer mes las nuevas crías comienzan a ser bastante independientes del transporte por lo que todos los individuos del grupo pueden dedicar más tiempo a otras actividades no directamente relacionadas con el cuidado parental.

Por tanto, los resultados no apuntan a que tras el nacimiento de hermanos, los juveniles experimenten estrés, ni que surja un incremento de las conductas solitarias ni que tampoco haya comportamientos regresivos como es el *squeal*, lo que se podría explicar de nuevo por el hecho de que este evento no supondría para los juveniles un conflicto parento-filial, al igual que sugieren los resultados de los análisis de las conductas agonísticas, y puede que sus demandas estuvieran siendo atendidas debido a que todos los miembros del grupo se implican en las tareas familiares. De hecho, Schino y Troisi (2001) observaron en los macacos japoneses (*Macaca fuscata*) que los juveniles respondían de dos formas radicalmente diferentes a la reducción de los cuidados maternos tras el nacimiento de hermanos: bien buscaron atención por parte de los compañeros de grupo y no mostraron ningún signo de depresión o bien no compensaron esa reducida disponibilidad de la madre y manifestaron depresión. Por lo que en nuestro estudio, al tratarse de un sistema de crianza cooperativa, estaría justificado que los juveniles no manifiesten estrés ni depresión tras el nacimiento de hermanos ya que esa redistribución de los cuidados que dirigen los padres y/o los cooperantes hacia las crías podría estar siendo compensada por otros individuos y que los juveniles no mostraran ningún efecto tras el nacimiento de las crías. Puede que el hecho de tener múltiples ayudantes funcione como un amortiguador contra la variación del cuidado por cualquier miembro del

grupo para asegurar que cada cría recibe los cuidados correspondientes (Snowdon & Ziegler, 2007).

Otra de las predicciones planteadas era que las conductas afiliativas podrían sufrir una disminución tras el nacimiento de las crías como resultado del conflicto parento-filial (Trivers, 1974) debido a que esta transición (el nacimiento de hermanos) podría suponer un cambio en la distribución de la inversión parental de los juveniles a las crías. En este caso, si los padres fueran los causantes de la separación, es decir, los responsables de la disminución del contacto y la proximidad con los juveniles una vez que han nacido las nuevas crías, se esperaría que éstos exhibieran comportamientos relacionados con el restablecimiento del vínculo (DeVinney *et al.*, 2001).

Schino y Troisi (2001) investigaron los cambios inducidos por el nacimiento de un hermano en la relación de los macacos japoneses (*Macaca fuscata*) de un año de edad con su madre y los compañeros del grupo y observaron que el contacto madre-juvenil, la proximidad y el espulgamiento sufrían un descenso drástico. Así mismo, DeVinney *et al.* (2001, 2003) estudiaron los cambios en las relaciones con la madre en monos Rhesus (*Macaca mulatta*) juveniles después del nacimiento de hermanos observando reducciones en el contacto y la proximidad con la madre. También hallaron un cambio hacia la madurez en las relaciones sociales al encontrar un aumento en el juego, espulgamiento y contacto con otros individuos distintos de la madre. Los datos de DeVinney *et al.* (2001) apoyan dos de sus predicciones: los juveniles tienen igual o más responsabilidad que las madres en la disminución del contacto y la proximidad, y exhiben bajo estrés por el nacimiento de las crías. Por otro lado, Achenbach y Snowdon (1998) observaron en los juveniles de *Saguinus oedipus* que el porcentaje de tiempo que pasaban jugando disminuía significativamente tanto el día del nacimiento de las crías como en los bloques de dos semanas posteriores y, además, hallaron un aumento en la proximidad a sus padres pero sólo cuando estaban transportando a las crías por lo que lo atribuyeron al hecho de que sintieran atracción o curiosidad por las crías más que por los padres.

En nuestro trabajo, se analizaron diferentes variables afiliativas cuyo significado aporta distinta información. Una de las variables fue el juego y, en este caso, no se

obtuvieron variaciones en el juego registrado con ninguna de las categorías de individuos entre los meses de estudio. Estos resultados son diferentes de los obtenidos por DeVinney *et al.* (2001, 2003) en monos Rhesus (*Macaca mulatta*) juveniles donde encontraron un aumento en el juego con otros individuos distintos de la madre tras el nacimiento de hermanos lo que identificaron como un cambio hacia la madurez en las relaciones sociales. En el caso de los calitricidos, en relación a los resultados de Achenbach y Snowdon (1998) en los que obtuvieron que el porcentaje de tiempo que pasaban jugando disminuía significativamente en los juveniles de *Saguinus oedipus*, sería necesario destacar que no todos los individuos observados por estos autores eran juveniles ya que en el momento del nacimiento de las crías las edades de los individuos de estudio oscilaban entre los 6.5 y los 15.5 meses por lo que no sería comparable con nuestros resultados debido a que todos nuestros sujetos de estudio eran juveniles en el momento del nacimiento de las crías. La edad es un factor muy importante en los patrones del juego de estos animales ya que existen estudios que sugieren que existe una relación inversa entre el estatus de dominancia y el juego (Norscia & Palagi, 2010; Volland, 1977) y el hecho de contar con sujetos de estudio con un rango de edad tan variable podría haber afectado a los resultados de Achenbach y Snowdon (1998) por lo que en este caso no los tomaremos como referencia.

Contrariamente a lo esperado, nuestros resultados indicaban que el nacimiento de hermanos no parecía influir en los patrones de juego de los juveniles con el resto de miembros del grupo. Normalmente, el juego incluye a los hermanos y al padre de forma ocasional (Stevenson & Poole, 1976; Kleiman, 1979; Sutcliffe & Poole, 1984). Los juveniles juegan la mayoría del tiempo con su gemelo, por lo que esta variable afiliativa no sería representativa, en este caso, de los cambios que podría generar el nacimiento de hermanos debido a que los patrones de juego se conservarían de la misma manera tras este evento. Pero si serviría como indicativo de que los juveniles mantenían los mismos niveles de actividad en cuanto al juego se refiere, y a colación de los resultados relacionados con el estrés, comentados anteriormente, podríamos sugerir que no parece que los juveniles sufran depresión conductual o inactividad tras el nacimiento de hermanos.

También se analizó el espulgamiento como conducta afiliativa y los resultados indicaban que la interacción de espulgamiento entre el juvenil y el resto de miembros del grupo en su totalidad sufrió una ligera disminución en el primer mes tras el nacimiento de hermanos y, posteriormente, se daba un incremento en el segundo y tercer mes. Estos resultados son similares a los obtenidos por DeVinney *et al.* (2001, 2003) en juveniles de *Macaca mulatta* en los que vieron un aumento del espulgamiento con otros individuos distintos de la madre tras el nacimiento de hermanos, pero en nuestro estudio también se incluye en esta variable el espulgamiento realizado y recibido de los padres. En cuanto a los estudios en calitrícidos, en *Saguinus oedipus*, Achenbach y Snowdon (1998) no hallaron diferencias en el espulgamiento que recibían los juveniles de sus padres ni de sus madres tras el nacimiento de hermanos. Y Box (1975) sobre su estudio en *C. jacchus*, indicó que el espulgamiento recibido por las crías es relativamente bajo comparado con el que se observó entre clases de individuos mayores y, particularmente, comparado con el espulgamiento social entre la pareja reproductora. Por lo que podríamos suponer que a medida que van creciendo, los individuos desarrollan cada vez más esta conducta. Ya en la etapa juvenil (a partir de los 5 meses de edad), el individuo es capaz de solicitar espulgamiento o espulgar a otros con destreza (Hoage, 1982; Snowdon & Soini, 1988; Stevenson & Rylands, 1988) y la interacción con otros miembros del grupo, además de los padres, se ve incrementada. El juego solitario, que en las etapas anteriores era la actividad más frecuente, es reemplazado por el espulgamiento recibido (Yamamoto, 1993).

Además, hemos estudiado las relaciones de espulgamiento con cada categoría (hermano mayor, padre y madre) ya que cada individuo desempeña una función distinta en el grupo respecto a los cuidados que provee a las crías y los resultados podrían variar según el grado de implicación en dichas tareas. También, podría ser indicativo del tipo de relación que tiene el juvenil con cada individuo en función de los cuidados que recibió en la etapa de cría y, por tanto, a la relación de apego establecida. En el caso del espulgamiento entre el juvenil y el hermano mayor, los resultados apuntan a que se dio una ligera disminución en el mes 2 tras el nacimiento de las crías y, posteriormente, se observó un incremento en el mes 3. La

variable “espulgamiento recibido por el juvenil del hermano mayor” se comporta de la misma manera, es decir, que el juvenil recibe algo menos de espulgamiento por parte del hermano mayor en el mes 2 y posteriormente hay un aumento en el mes 3. Según Box (1975), los individuos de 14 meses de edad se relacionan menos entre ellos (es decir, con su gemelo) y en muchos sentidos empiezan a estar más involucrados con los juveniles (aproximadamente de 4 meses de edad) y en transportar a las crías, así como en jugar con los hermanos inmediatamente menores que ellos (aproximadamente de 10 meses de edad). En nuestra colonia, los sujetos de estudio que pertenecían al tercer nacimiento de la familia, tenían hermanos mayores de dos edades diferentes: los inmediatamente mayores que tenían 5 meses más que los sujetos de estudio (de 10 meses de edad) y los hermanos más mayores que tenían 10 meses más (de 15 meses de edad). Por tanto, estos resultados podrían deberse a que los hermanos mayores empezaran a interactuar con los juveniles más a menudo que anteriormente, al menos en cuanto a esta variable se refiere, ya que no se halló un aumento en el juego. La reducción en el segundo mes tras el nacimiento de las crías del espulgamiento recibido por el juvenil del hermano mayor podría ser debida a que los subadultos estuvieran más atentos en ese mes a las crías que estaban finalizando la etapa de dependencia locomotora y comenzaban a moverse por el recinto.

Por otro lado, en nuestro trabajo, la relación de espulgamiento juvenil-padre manifestaba una caída en el periodo postnacimiento de hermanos en el mes 2 y lo mismo ocurría con la variable espulgamiento recibido por el juvenil del padre, por lo que, este descenso podría estar causado por el hecho de que el padre espulgara menos al juvenil tras el nacimiento de las crías. Así mismo, en el tercer mes también se observó un aumento del espulgamiento que realizaba el juvenil al padre. Sin embargo, el espulgamiento registrado en la diada juvenil-madre no varió tras el nacimiento de las crías. Como ya se ha mencionado anteriormente, inmediatamente después del nacimiento, el padre comienza a transportar a las crías y también se inician los cuidados ofrecidos por el resto de miembros del grupo (Yamamoto, 1993). No todos los miembros del grupo contribuyen en este sistema de crianza cooperativa de la misma manera. De hecho, la madre prácticamente se limita a

amamantar a las crías y las transporta en menos ocasiones que el padre (Arruda *et al.*, 1986). Durante las siguientes semanas (en el mes 2), el tiempo en que las crías están siendo transportadas disminuye gradualmente y éstas empiezan a desarrollar comportamientos relacionados con la locomoción y la coordinación y empiezan a exhibir un comportamiento de juego (Stevenson & Rylands, 1988). Esto podría explicar que el padre esté menos disponible para interactuar con los juveniles tras el nacimiento de las crías pero que no afecte a la relación de los juveniles con la madre, es decir, que no se haya observado una variación en el espulgamiento. En el primer mes, aunque el padre se encarga de transportarlas la mayoría del tiempo, es cierto que el hecho de transportarlas puede que no sea completamente incompatible con la realización de otras actividades, sin embargo, en el segundo mes las crías comienzan a independizarse y aún no se mueven con seguridad. Debido a que los movimientos de las crías aún no son firmes, pueden caer al sustrato por lo que todos los miembros del grupo (puede que sea principalmente el padre) siguen sus movimientos para asegurarse de que están a salvo. Es en este momento cuando si podría ser más difícil de conciliar el cuidado de las crías con otras actividades. De hecho, otro de los resultados es que hay una disminución del contacto entre el juvenil y el resto del grupo en su totalidad en el mes 2. Esto también explicaría la reducción del espulgamiento con la categoría hermano mayor en el mes 2. Puede que esta disminución en el mes 2 no se refleje en otras variables como es el espulgamiento total con el resto del grupo porque esté siendo compensada por otros individuos como la madre o incluso el propio gemelo (categoría también incluida en la variable espulgamiento total con el resto del grupo). En el marmosete común, los gemelos se desarrollan socialmente juntos en muchos aspectos. Según Box (1975), en las familias grandes compuestas por la pareja reproductora y los individuos procedentes de dos nacimientos sucesivos, cuando nacen las nuevas crías, éstas son transportadas por separado la mayoría del tiempo aunque habitualmente maman juntas. Box (1975) observó que había una época en la que, aparte de su cercana proximidad comiendo y durmiendo, realmente pasaban la mayoría de su tiempo despiertas por separado e interaccionando con otros miembros del grupo, por ejemplo siendo transportadas y sus excursiones exploratorias iniciales eran también

llevadas a cabo individualmente. Es destacable como gradualmente alrededor de la séptima semana de vida, los jóvenes gemelos habían desarrollado una proximidad física cercana más consistente. Frecuentemente exploraban y descansaban juntos y, también, comían del comedero o de las manos de un familiar más mayor. Es decir, el vínculo entre gemelos en la etapa juvenil se afianza y debe tenerse en cuenta ya que puede suponer otro tipo de interacción social que hace que el nacimiento de los hermanos menores no sea un evento negativo para los juveniles. El contacto con el gemelo puede actuar como una compensación importante cuando disminuyen los cuidados parentales (Yamamoto, 1993). Según Hudson y Trillmich (2008), los efectos positivos de la presencia de hermanos de igual o diferente edad pueden ser tan importantes y generalizados como los efectos de la competición, y esto se manifestaría, por ejemplo, en la eficiencia de termorregulación posnatal o la estimulación conjunta de los esfuerzos de alimentación de los padres, así como en los beneficios de la presencia de hermanos en la posterior vida reproductiva. Existen evidencias de que las crías únicas son más dependientes y, por tanto, mantienen su dependencia en los padres durante más tiempo (da Silva, Yamamoto & Arruda, 1991) lo que sugiere que el gemelo es importante en la promoción de la independencia. En nuestro caso, sólo uno de los sujetos de estudio no contaba con un gemelo (Waldo) durante su desarrollo ya que tras el nacimiento murieron dos de sus hermanos de la misma camada. Al tener una muestra tan pequeña no se ha podido evaluar cómo influye el hecho de disponer de hermanos de la misma edad sobre el efecto que podría producir el nacimiento de hermanos menores en los juveniles, ya que si la maduración es más lenta en las crías únicas podría ser que el efecto del nacimiento de hermanos fuera más notable.

Por otra parte, obtuvimos que hubo más espulgamiento entre el juvenil y el resto del grupo en los tres meses de estudio mientras no transportaban a las crías. Además, también se halló más espulgamiento entre el juvenil y el hermano mayor cuando éste no estaba transportando a las crías en el segundo y tercer mes tras el nacimiento de las crías y respecto del padre no hubo resultados significativos del espulgamiento en ninguno de los meses mientras transportaba o no a las crías. Respecto del espulgamiento juvenil-madre, habría que destacar que sólo se daba en el caso de que

la madre no estuviera transportando a las crías ya que no hubo registros de esta variable cuando la madre estaba transportándolas. Puede que sea debido a que la madre suele transportar a las crías únicamente en los periodos de lactancia y que le sea complicado llevar a cabo esta conducta mientras amamanta a las crías. Es decir, que en términos generales el espulgamiento ocurría con mayor facilidad mientras los individuos no estaban transportando a las crías salvo en el caso del padre, en el que se mantenían los valores de la variable espulgamiento independientemente de que estuviera llevando a las crías. Como se ha comentado anteriormente, durante el segundo mes las nuevas crías comienzan a pasar bastante tiempo moviéndose de manera independiente y este tiempo se ve aumentado en el mes 3. Por esta razón, todos los individuos del grupo que cooperan en la crianza dispondrían de más tiempo para dedicarlo a actividades sociales como el espulgamiento, principalmente cuando no están transportando. El espulgamiento ha sido descrito en diversos estudios (Terry, 1970; Schino *et al.*, 1988; Boccia, Reite & Laudenslager, 1989; Dunbar, 1991; Aureli, Preston & de Waal, 1999) como una conducta mediante la cual los individuos fortalecen sus vínculos sociales y/o *palian* las posibles consecuencias de los conflictos sociales. Por ello, podríamos interpretar el aumento del espulgamiento en nuestro grupo de estudio como una estrategia para restablecer los vínculos entre los individuos coincidiendo con el periodo de independencia de las nuevas crías tras una etapa en el que esta actividad no ha podido realizarse de la misma manera al estar desarrollando las conductas relacionadas con el cuidado de las crías.

Además, se analizó el contacto entre el juvenil y el resto de miembros del grupo, obteniéndose que en los meses 2 y 3 los juveniles tenían más contacto cuando los individuos no estaban transportando a las crías, mientras que en el mes 1 no se obtuvieron diferencias, lo que iría en consonancia con los resultados encontrados para el espulgamiento.

En el caso del contacto con la madre y con el hermano, no se obtuvieron diferencias en ninguno de los meses analizados. Sin embargo, el contacto entre el juvenil y el padre se daba en mayor medida cuando el padre estaba transportando a las crías en los meses 1 y 2. En este caso, el índice de responsabilidad (IR) no

variaba y no se podía identificar a un responsable de la interacción en ninguno de los meses pero podría ser que hubiera interés por las dos partes, es decir, tanto del juvenil como del padre de mantener el contacto cuando estaba transportando a las crías. Ya que el padre podría estar interesado en promover la adquisición de experiencia en el cuidado de las crías para que en un futuro los juveniles puedan participar en la crianza y, por otro lado, a los juveniles también les podría interesar adquirir estas habilidades para una posible reproducción futura o como beneficio indirecto para asegurar su permanencia en el grupo. Aunando los resultados, en el caso del padre, el hecho de transportar a las crías no parece ser un factor limitante para que haya espulgamiento con el juvenil ni para mantenerse en contacto con ellos ya que hubo más contacto con el juvenil en los meses 1 y 2, mientras estaba transportando a las crías en comparación a cuando no lo hacía. Podría ser que debido a la relación de apego que existe entre el padre y los juveniles afianzada a través de ser, posiblemente, el principal transportador durante sus primeras semanas de vida, existiera una mayor tolerancia por parte del padre a que haya un acercamiento a las crías, lo que no ocurriría con el resto de miembros del grupo.

Por otro lado, para poder evaluar como varían las relaciones de los juveniles con cada categoría se analizaron los índices de responsabilidad del mantenimiento del contacto (IR) con cada una de dichas categorías. En el caso del hermano mayor, el IR con el juvenil era positivo en todos los meses desde el -1 al 3, por lo que la responsabilidad era del juvenil aunque se apreciaba una ligera disminución en los meses 1 y 2 lo que podía ser debido a que los hermanos mayores buscaran más el contacto con los juveniles que anteriormente en estos meses, aunque la responsabilidad seguía siendo de estos últimos o que los juveniles no iniciaran el contacto tan a menudo como antes. En el caso del IR juvenil-madre, se podía observar que en el mes anterior al nacimiento de las crías y en el posterior, el IR era similar y el responsable del mantenimiento del contacto era el juvenil, mientras que a partir del segundo mes no era posible identificar a un responsable de la interacción. Por lo tanto, esto se podría explicar o bien porque el juvenil perdiera interés por la madre y no iniciara tanto el contacto y/o lo rompiera más a menudo, o bien porque la madre tuviera más interés que anteriormente en el juvenil e iniciase

en más ocasiones el contacto y/o lo rompiera con menos frecuencia. Esto podría explicarse debido a que la implicación del macho reproductor en el cuidado de las crías parece ser más notable, mientras que la madre limita sus cuidados a la lactancia (Arruda *et al.*, 1986). Como consecuencia, la hembra reproductora pasa considerables periodos de tiempo sin estar con las crías y así puede alimentarse e interactuar con los hermanos mayores (Ingram, 1977). Además, en el segundo mes es cuando las crías inician la etapa de independencia locomotora y nutricional, por lo que, podría ser que la madre empezara a estar más libre para desarrollar otras interacciones con el resto del grupo.

Por otra parte, el IR juvenil-padre sufrió variaciones a lo largo de los meses siendo la responsabilidad del juvenil en el mes -1 y 1 (donde el valor es muy alto) y después descendería en los meses 2 y 3 siendo próximo a cero por lo que no se podía identificar a un responsable de la interacción. De nuevo, los resultados parecen apuntar a que debe haber algún evento en el mes 2 que esté haciendo que la relación con los padres varíe y esto podría ser la independencia locomotora de las crías. Puede ser que el juvenil debido a su maduración experimente una pérdida del interés por el padre y que las interacciones sociales que inician los juveniles tiendan a establecerse en mayor medida con los hermanos mayores o con sus propios gemelos. Además, hay que tener en cuenta que las crías empezarían a moverse de forma autónoma y existiría la posibilidad de que los juveniles mostraran interés por las crías e interaccionaran también con ellas. En general, todos los individuos independientemente de su parentesco o de su experiencia previa parecen estar interesados o se sienten atraídos por las crías e incluso los hermanos más jóvenes compiten con otros miembros del grupo por acceder a ellas (Price, 1991; Achenbach & Snowdon, 1998). Teóricamente, se habla poco de la importancia del aprendizaje de las habilidades para el cuidado de las crías en la crianza cooperativa y, sin embargo, en base a los datos sobre tamarinos y marmosetes, estas habilidades pueden ser fundamentales para el fitness individual (Snowdon & Cronin, 2007). Los animales que no han estado expuestos previamente a las crías suelen mostrar un interés en ellas en relación a las señales que emiten y van a recuperar a la cría si esta llora, pero muestran incomodidad cuando la cría está en su parte dorsal y, a menudo,

muerden y empujan a la cría y posteriormente, la recuperan de nuevo (Snowdon & Ziegler, 2007). Existen evidencias claras que indican que las habilidades parentales son aprendidas (Epple, 1978; Hoage, 1978; Tardif *et al.*, 1984). Cleveland y Snowdon (1984) sugirieron un mecanismo de adquisición de estas habilidades: los juveniles aprenden a tolerar a las crías en sus espaldas a través del juego y de esta manera para cuando son subadultos están preparados para transportarlas. Como resultado, ya a la edad adulta son capaces de cuidar a sus propias crías.

En cuanto a los IR mientras los individuos transportan o no a las crías, sólo se obtuvieron diferencias significativas en el IR juvenil-hermano mayor en el mes 1 donde cambiaba el valor de ser positivo, es decir, la responsabilidad era del juvenil mientras el hermano no transportaba a las crías a ser negativo, por tanto, la responsabilidad era del hermano cuando éste las estaba transportando. Este resultado podría estar indicando que los hermanos mayores, al igual que el padre, también estarían intentando promover de alguna manera que los juveniles participen en la crianza. El hecho de que la responsabilidad en el contacto sea de los hermanos mayores cuando estaban transportando a las crías podría explicarse debido a que en esos momentos los hermanos mayores hicieran intentos de transferencia de las crías a los juveniles. Por lo tanto, aunque en conjunto, no se podría afirmar que los juveniles se acerquen selectivamente a los individuos que están transportando a las crías, el hecho de que tengan más contacto con el padre cuando transporta y que los hermanos sean los responsables del contacto también cuando transportan, podría estar indicando que hay cierto interés en que los juveniles comiencen a participar en la crianza. Este interés aparecería en los padres y hermanos mayores y no en la madre porque serían ellos los que están más implicados en el transporte de las crías y los que más beneficios podrían obtener en la cooperación de los juveniles. En los marmosetes comunes existe una correlación negativa entre el tamaño de grupo y el porcentaje medio de transporte, es decir, a mayor número de cooperantes, menor transporte realizará cada uno (Yamamoto & Box, 1997). Numerosos estudios han demostrado que el aumento del tamaño de grupo, incluso en grupos donde ya había cooperantes, disminuyen los costes del transporte de las crías y de la compartición de alimento para el padre y es, por tanto, el padre y no la madre quien se beneficia

de la presencia de cooperantes (Tardif, Carson & Gangaware, 1990; Price, 1992a; Ximenes & Sousa, 1996; Bales *et al.*, 2000).

En términos generales, en relación con la teoría del conflicto parento-filial, se esperaba que hubiera una disminución de las conductas afiliativas con los padres y/o cooperantes como resultado de este conflicto. En este sentido, nuestros resultados muestran una disminución tanto en el espulgamiento como en el contacto tras el nacimiento de las crías principalmente en los primeros 2 meses que parece recuperarse en el 3. Aunque esta disminución no se da en la misma medida con las distintas categorías de individuos del grupo ni cuando estos transportan o no a las crías, siendo en el caso del padre donde los resultados son más significativos. Si bien únicamente teniendo en cuenta estos datos no podemos confirmar la existencia de un conflicto parento-filial, lo que si se puede inferir es que en el mes 2 deben ocurrir una serie de cambios que afectan a las relaciones entre los miembros del grupo. Según Yamamoto (1993), el periodo crítico de independencia de las crías tiene lugar de la quinta semana a la décima y, especialmente, en las dos primeras en este intervalo. Es entonces cuando las crías solicitan a los cuidadores ser transportadas con más intensidad y son rechazadas en más ocasiones, marcando así el final del periodo de transporte y de lactancia. En este crítico y difícil momento, las crías encuentran apoyo en los hermanos mayores, que juegan con ellas, y también en su gemelo que les aporta contacto físico. Por tanto, aunque los padres no las estén transportando, esas solicitudes de transporte y posteriores rechazos también ocupan parte del tiempo de los progenitores por lo que podría afectar a las actividades que éstos realizaban con los juveniles como en el caso del espulgamiento recibido por el juvenil del padre que sufría una disminución en el mes 2. Entonces, dado que el padre es el principal transportador, se entendería que estas solicitudes de transporte por parte de las crías (que al principio de la etapa de independencia ocurren con mucha frecuencia) fueran dirigidas hacia el padre en mayor medida y éste no tuviera otra opción que rechazarlas y, por tanto, se viera comprometido su tiempo en la realización de otras actividades. Por otro lado, si el padre es el individuo que más participa en el transporte también lo sería cuando nuestros sujetos de estudio eran crías por lo que podría haber una mayor demanda de los juveniles hacia los padres

que hacia el resto de miembros del grupo tal y como parecen apuntar los resultados relacionados con los índices de responsabilidad.

Además, el hecho de que las crías encuentren apoyo en los hermanos mayores podría afectar a los juveniles en el sentido en que ellos vieran disminuido el tiempo que sus hermanos mayores están accesibles para ellos y, de ahí, por ejemplo que observáramos una disminución del espulgamiento recibido del hermano mayor en el segundo mes. Todo ello, podría explicar también que halláramos una disminución del contacto total entre el juvenil y el resto de miembros del grupo en el mes 2 tras el nacimiento de las crías.

Por tanto, la etapa de independencia locomotora de las crías podría marcar el cambio en las relaciones del juvenil con el resto de miembros del grupo más que el propio nacimiento de hermanos, ya que a partir de este momento las crías pasan a formar parte del grupo como individuos autónomos con capacidad de interactuar por si mismas con el resto de individuos que conforman el grupo.

Por otro lado, se esperaba que hubiera una búsqueda del contacto con los padres tras el nacimiento de hermanos, pero los análisis de los IR sugieren que a partir del mes 2 hay un cambio en la tendencia del juvenil que era responsable del contacto con el padre hasta ese momento en el que parece observarse un desinterés por mantener el contacto con él. Estos resultados, serían acordes con los Modelos de la Evaluación Dinámica de las relaciones parento-filiales (Bateson, 1994) que proponen que más que el conflicto, la cooperación y el compromiso deben prevalecer entre padres e hijos por encima de los niveles de cuidado. Durante el desarrollo de las crías, los padres van reduciendo la inversión dando claves en función de su habilidad de proveer cuidados, mientras la descendencia ofrece señales honestas en función de su condición de necesidad de los recursos y ambos se monitorizan entre sí, así como a las condiciones ambientales, respondiendo dinámicamente. Además, entre los animales que conviven en grupos sociales, la cooperación y el compromiso en las interacciones parento-filiales pueden formar una base de desarrollo útil para la organización del grupo y la cohesión entre los adultos y servir como un modelo para la resolución de situaciones de conflicto potencial entre los adultos. Sin embargo, la resolución a través de conflictos puede

ser, generalmente, más apropiado para las especies que son más solitarias y territoriales (Maestriperi, 2002). Por ello, al tratarse de un grupo cohesionado con un sistema de crianza cooperativo, sería lógico que los juveniles fueran respondiendo dinámicamente a las claves que les ofrecen sus progenitores y que pasado un tiempo tras el nacimiento de las crías, no buscaran tan a menudo el contacto con sus padres.

Por otro lado, al tratarse de un sistema de crianza cooperativo, las principales figuras de apego podrían ser la madre, el padre y/o los hermanos mayores. En el caso de que existiera un conflicto, se esperaría que se diera una correlación positiva entre el grado de apego de los juveniles con los miembros del grupo medido a través del transporte que recibieron previo al nacimiento de las crías y el grado de conflicto medido a través de las conductas agonísticas entre éstos individuos y los juveniles posterior al nacimiento de los hermanos menores. En relación a este análisis, que se realizó entre el transporte de los sujetos de estudio en sus primeros tres meses de vida y las interacciones agonísticas que surgieron con el resto de miembros del grupo en su etapa juvenil durante los tres meses justo después del nacimiento de las crías, habría que destacar que se obtuvo una correlación positiva en el tercer mes. La explicación a esta correlación podría ser que los individuos que siguen siendo transportados en el tercer mes de vida cuando se supone que ya ha finalizado la etapa de la independencia locomotora y son completamente autónomos en sus movimientos, sean los que más cuidados recibieron por parte del resto de miembros del grupo y por ello tengan más dificultades para romper este vínculo tras el nacimiento de las crías. Este hecho podría influir en que durante el tercer mes se vean envueltos en más interacciones agonísticas como signo de rechazo de los individuos que en ese momento están más interesados en invertir en el cuidado de las nuevas crías. Aunque esta correlación sea positiva en el tercer mes hay que destacar que el resto de resultados sugieren que no existe un conflicto entre el juvenil y el resto de miembros del grupo tras el nacimiento de las crías. Por lo que esta información no sería relevante aunque podría estar indicando que el grado de apego o la dependencia tardía de las crías (como en el caso de crías únicas) es un factor a tener en cuenta en estudios sobre el conflicto parento-filial.

Aunando todos los resultados considerados hasta el momento, se podría decir que el nacimiento de las crías no parece suponer un conflicto entre los juveniles y el resto de miembros del grupo en el marmosete común debido a que no se ha observado un aumento de las conductas agonísticas tras este evento, tampoco se han hallado signos de estrés o de aislamiento social ni una disminución de las conductas afiliativas en términos generales. Por otro lado, parece que la independencia locomotora de las crías podría tener una relevancia mayor de la esperada ya que podría suponer realmente un antes y un después en las actividades y las relaciones del grupo, haciendo así que las interacciones de los juveniles y los cuidadores se vean afectadas. Además, el padre podría tener una especial tolerancia a desarrollar actividades con los juveniles mientras transporta a las crías y un posible interés en que los juveniles estén cerca de ellas para así fomentar el aprendizaje de habilidades para el cuidado de las crías que pueden ser muy ventajosas para el futuro del grupo.

6. CONCLUSIONES



6. Conclusiones

1. No parece existir un conflicto parento-filial tras el nacimiento de las crías en el marmosete común y los resultados parecen indicar que el nacimiento de hermanos no es un evento estresante para los juveniles.
2. La etapa de independencia locomotora de las crías podría marcar el cambio en las relaciones del juvenil con el resto de miembros del grupo más que el propio nacimiento de hermanos, ya que a partir de este momento las crías pasan a formar parte del grupo como individuos autónomos con capacidad de interactuar por si mismas con el resto de miembros que conforman el grupo.
3. El hecho de que el padre realice diversas interacciones con los juveniles mientras transporta a las crías a diferencia de otros miembros del grupo podría sugerir que existe un interés por parte del padre en que los juveniles estén cerca de las crías.
4. Debido a que los resultados parecen indicar que el periodo crítico que marca un antes y un después en las relaciones de los juveniles de marmosete común con el resto de miembros del grupo es la etapa de independencia locomotora de las crías en el mes 2, sería interesante continuar investigando en esta línea y determinar cómo se dan los cambios comportamentales en el juvenil en relación a este evento y si el resto de miembros del grupo promueve de alguna manera el aprendizaje y la adquisición de experiencia sobre el cuidado de las crías en los juveniles para así obtener un beneficio conjunto.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS



7. Referencias bibliográficas

- Abbott, D. H. (1978). The physical, hormonal and behavioural development of the common marmoset, *Callithrix jacchus jacchus*. En H. Rothe, H. J. Wolter & J. P. Hearn (Eds), *Biology and Behaviour of Marmosets* (pp. 99-106). Göttingen: Eigenverlag.
- Abbott, D. H. (1984). Behavioral and physiological suppression of fertility in subordinate marmoset monkeys. *Am. J. Primatol.*, 6(3), 169–186. doi:10.1002/ajp.1350060305
- Abbott, D. H., Barret, J., & George, L. M. (1993). Comparative aspects of the social suppression of reproduction in female marmosets and tamarins. En A. B. Rylands (Ed.) *Marmosets and Tamarins. Systematics, Behaviour, and Ecology* (pp. 152–163). Oxford: Oxford University Press.
- Abbott, D. H., & Hearn, J. P. (1978). Physical, hormonal and behavioural aspects of sexual development in the marmoset monkey, *Callithrix jacchus*. *J. Reprod. Fertil.*, 53(1), 155–166. doi: 10.1530/jrf.0.0530155
- Abbott, D. H., Saltzman, W., Schultz-Darken, N. J., & Smith, T. E. (1997). Specific Neuroendocrine Mechanisms Not Involving Generalized Stress Mediate Social Regulation of Female Reproduction in Cooperatively Breeding Marmoset Monkeys. *Ann. NY Acad. Sci.*, 807(1), 219–238. doi:10.1111/j.1749-6632.1997.tb51923.x
- Abbott, D. H., Saltzman, W., Schultz-Darken, N. J., & Tannenbaum, P. L. (1998). Adaptations to subordinate status in female marmoset monkeys. *Comp. Biochem. Physiol. C Pharmacol. Toxicol Endocrinol.*, 119(3), 261–274. doi:10.1016/S0742-8413(98)00015-2
- Achenbach, G. G., & Snowdon, C. T. (1998). Response to Sibling Birth in Juvenile Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus*). *Behav.*, 135(7), 845–862. doi: 10.1163/156853998792640369
- Alonso, C., & Langguth, A. (1989). Ecologia e comportamento de *Callithrix jacchus* (Primates: *Callitrichidae*) numa ilha de floresta Atlântica. *Rev. Nordestina Biol.*

6:107–137. Recuperado de <http://periodicos.ufpb.br>

- Altmann, J. (1980). *Baboon mothers and infants*. Cambridge: Massachusetts: Harvard University Press. Recuperado de <https://books.google.es/books>
- Araújo, A., Arruda, M. F., Alencar, A. I., Albuquerque, F., Nascimento, M. C., & Yamamoto, M. E. (2000). Body Weight of Wild and Captive Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). *Int. J. Primatol.*, 21(2), 317–324. doi:10.1023/A:1005433722475
- Arnqvist, G., & Rowe, L. (2002). Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. *Nature*, 415(6873), 787–789. doi:10.1038/415787a
- Arruda, M., Yamamoto, M. E., & Bueno, O. A. (1986). Interactions between parents and infants, and infants-father separation in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 27(2), 215–228. doi:10.1007/BF02382600
- Aureli, F., Preston, S. D., & de Waal, F. B. (1999). Heart rate responses to social interactions in free-moving rhesus macaques (*Macaca mulatta*): a pilot study. *J. Comp. Psychol.*, 113(1), 59–65. doi:10.1037/0735-7036.113.1.59
- Baker, A. J. (1991). *Evolution of the social system of the golden lion tamarin (Leontopithecus rosalia): mating system, group dynamics and cooperative breeding* (Tesis doctoral). University of Maryland, College Park
- Baker, A. J., Bales, K., & Dietz, J. M. (2002). Mating system and group dynamics in lion tamarins. En D. G. Kleiman & A. B. Rylands (Eds.), *Lion Tamarins: Biology and Conservation* (pp. 188–212). Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Baker, A. J., Dietz, J. M., & Kleiman, D. G. (1993). Behavioural evidence for monopolization of paternity in multi-male groups of golden lion tamarins. *Anim. Behav.*, 46(6), 1091–1103. doi:10.1006/anbe.1993.1299
- Baker, A. J., & Woods, F. (1992). Reproduction of the emperor tamarin (*Saguinus imperator*) in captivity, with comparisons to cotton-top and golden lion tamarins. *Am. J. Primatol.*, 26(1), 1–10. doi:10.1002/ajp.1350260104
- Baker, J. V., Abbott, D. H., & Saltzman, W. (1999). Social determinants of reproductive failure in male common marmosets housed with their natal family. *Anim. Behav.*, 58(3), 501–513. doi:10.1006/anbe.1999.1200

- Bales, K., Dietz, J., Baker, A., Miller, K., & Tardif, S. D. (2000). Effects of Allocare-Givers on Fitness of Infants and Parents in Callitrichid Primates. *Folia Primatol.*, 71(1-2), 27–38. doi:10.1159/000021728
- Bales, K., French, J. A., & Dietz, J. M. (2002). Explaining variation in maternal care in a cooperatively breeding mammal. *Anim. Behav.*, 63(3), 453–461. doi:doi:10.1006/anbe.2001.1954
- Barreto, C. E. (1996). *Comportamento de fêmeas reprodutivas em grupos poligínicos de Callithrix jacchus (Primates: Callitrichidae) no ambiente natural: perfil das interações afiliativas, agonísticas e da marcação de cheiro* (Tesis doctoral). Universidade Federal do Rio Grande do Norte.
- Barrett, J., Abbott, D. H., & George, L. M. (1990). Extension of reproductive suppression by pheromonal cues in subordinate female marmoset monkeys, *Callithrix jacchus*. *J. Reprod. Fertil.*, 90(2), 411–418. doi:10.1530/jrf.0.0900411
- Bassett, L., Buchanan-Smith, H. M., McKinley, J., & Smith, T. E. (2003). Effects of Training on Stress-Related Behavior of the Common Marmoset (*Callithrix jacchus*) in Relation to Coping With Routine Husbandry Procedures. *J. Appl. Anim. Welf. Sci.*, 6(3), 221–233. doi: 10.1207/S15327604JAWS0603_07
- Bateson, P. (1994). The dynamics of parent-offspring relationships in mammals. *Trends Ecol. Evol.*, 9(10), 399–403. doi:10.1016/0169-5347(94)90066-3
- Boccia, M. L., Reite, M., & Laudenslager, M. L. (1989). On the physiology of grooming in a pigtail macaque. *Physiol. Behav.*, 45(3), 667–670. doi:10.1016/0031-9384(89)90089-9
- Boccia, M. L., Reite, M., & Laudenslager, M. L. (1991). Early social environment may alter the development of attachment and social support: Two case reports. *Inf. Behav. Develop.*, 14(2), 253–260. doi:10.1016/0163-6383(91)90009-H.
- Bortolotti, G. R. (1986). Influence of Sibling Competition on Nestling Sex Ratios of Sexually Dimorphic Birds. *Am. Natur.*, 127(4), 495–507. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/2461579>
- Bowlby, J. (1969/1982). *Attachment and loss: Vol. 1. Attachment*. London: Hogart. Recuperado de <http://www.abebe.org.br>

- Bowlby, J. (1973). *Attachment and loss: Vol. 2. Separation: Anxiety and anger*. London: Hogart. Recuperado de <https://books.google.es/books>
- Box, H. (1975). A social developmental study of young monkeys (*Callithrix jacchus*) within a captive family group. *Primates*, 16(4), 419–435–17. doi:10.1007/BF02382740
- Brent, L., Bramblett, C. A., Bard, K. A., Bloomsmith, M. A., & Blangero, J. (1997). The Influence of Siblings on Wild Infant Chimpanzee Social Interaction. *Behav.*, 134(15/16), 1189–1210. doi: 10.1163/156853997X00124
- Brown, G. R., & Almond, R. (2004). Begging, stealing, and offering: food transfer in nonhuman primates. *Adv. Stud. Behav.*, 34:265–295. doi:10.1016/S0065-3454(04)34007-6
- Brown, K., & Mack, D. S. (1978). Food sharing among captive *Leontopithecus rosalia*. *Folia Primatol.*, 29(4), 268–290. doi:10.1159/000155847
- Brown, W. D., Crespi, B. J., & Choe, J. (1997). Sexual conflict and the evolution of mating systems. En J. Choe and B. Crespi (Eds), *Evolution of mating systems in insects and arachnids* (pp. 352–377). Cambridge: Cambridge University Press. Recuperado de <https://books.google.es/books>
- Cabrera, A. (1958). Catálogo de los mamíferos de America del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”* 26:1–307.
- Canavez, F. C., Moreira, M. A., Ladasky, J. J., Pissinatti, A., Parham, P., & Seuánez, H. N. (1999). Molecular phylogeny of new world primates (*Platyrrhini*) based on beta2-microglobulin DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 12(1), 74–82. doi:10.1006/mpev.1998.0589
- Caperos, J. M. (2009). Conflicto durante la independencia de las crías en el sistema de crianza cooperativa del tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*) (Tesis doctoral). Universidad Autónoma de Madrid, Madrid. Disponible en <http://hdl.handle.net/10486/4236>
- Castles, D. L., Whiten, A., & Aureli, F. (1999). Social anxiety, relationships and self-directed behaviour among wild female olive baboons. *Anim. Behav.*, 58(6), 1207–1215. doi:10.1006/anbe.1999.1250
- Cebul, M. S., & Eppler, G. (1984). Father-offspring relationships in laboratory families

- of saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). En D. M. Taub (Ed.). *Primate paternalism* (pp. 1–19). New York: Van Nostrand Reinhold.
- Chalmers, N. R., & Locke-Haydon, J. (1986). Effects on the behavior of infant common marmosets (*Callithrix jacchus*) of separation from caregivers and of drug-induced reduction in caregiver responsiveness. *Dev. Psychobiol.*, 19(5), 399–411. doi:10.1002/dev.420190502
- Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J., & Rowe, L. (2003). Sexual conflict. *Trends Ecol. Evol.*, 18(1), 41–47. doi:10.1016/S0169-5347(02)00004-6
- Chivers, D., & Chivers, S. (1975). Events preceding and following the birth of a wild siamang. *Primates*, 16(2), 227–230–230. doi:10.1007/BF02381421
- Cleveland, J., & Snowdon, C. T. (1984). Social development during the first twenty weeks in the cotton-top tamarin (*Saguinus o. oedipus*). *Anim. Behav.*, 32(2), 432–444. doi:10.1016/S0003-3472(84)80279-1
- Coe, C. L. (1993). Psychosocial factors and immunity in nonhuman primates: a review. *Psychosom. Med.*, 55(3), 298–308. doi: 10.1097/00006842-199305000-00007
- Converse, L. J., Carlson, A. A., Ziegler, T. E., & Snowdon, C. T. (1995). Communication of ovulatory state to mates by female pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*. *Anim. Behav.*, 49(3), 615–621. doi:10.1016/0003-3472(95)80194-4
- Corrêa, H. K. M., Coutinho, P. E. G., & Ferrari, S. F. (2000). Between-year differences in the feeding ecology of highland marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps*) in south-eastern Brazil. *J. Zool.*, 252(4), 421–427. doi:10.1111/j.1469-7998.2000.tb01224.x
- Crespi, B. J. (1992). Cannibalism and trophic eggs in subsocial and eusocial insects. En M. A. Elgar & B. J. Crespi (Eds.), *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa* (pp. 176–213). Oxford: Oxford University Press.
- da Silva, E., Yamamoto, M. E., & Arruda, M. (1991). Independence and socialization of *Callithrix jacchus* in the absence of a twin: A pilot study. *Primatologia No Brasil* 3, 47-55.
- da Silva Mota, M. T., Franci, C. R., & de Sousa, M. B. C. (2006). Hormonal changes

- related to paternal and alloparental care in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Horm Behav*, 49(3), 293–302. doi:10.1016/j.yhbeh.2005.07.012
- Dawson, G. A. (1978). Composition and stability of social groups of the tamarin, *Saguinus oedipus geoffroyi*, in Panama: ecological and behavioral implications. En D. G. Kleiman (Ed.), *The Biology and Conservation of the Callitrichidae* (pp. 23–37). Washington DC: Smithsonian Institution Press. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/1380081>
- de la Torre, S., Snowdon, C. T., & Bejarano, M. (2000). Effects of human activities on wild pygmy marmosets in Ecuadorian Amazonia. *Biol. Conserv.*, 94(2), 153–163. doi:10.1016/S0006-3207(99)00183-4
- De Vleeschouwer, K., Heistermann, M., Van Elsacker, L., & Verheyen, R. F. (2000). Signaling of Reproductive Status in Captive Female Golden-Headed Lion Tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*). *Int. J. Primatol.*, 21(3), 445–465–465. doi:10.1023/A:1005439919150
- De Vleeschouwer, K., Leus, K., & Van Elsacker, L. (2003). Characteristics of reproductive biology and proximate factors regulating seasonal breeding in captive golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*). *Am. J. Primatol.*, 60(4), 123–137. doi:10.1002/ajp.10100
- Devinney, B. J., Berman, C. M., & Rasmussen, K. L. (2001). Changes in yearling rhesus monkeys' relationships with their mothers after sibling birth. *Am. J. Primatol.*, 54(4), 193–210. doi:10.1002/ajp.1030
- DeVinney, B. J., Berman C. M. & Rasmussen K. L. R. (2003). Individual differences in response to sibling birth among free-ranging yearling rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *Behav.*, 140: 899-924. doi: 10.1163/156853903770238373
- Digby, L. J. (1995a). Infant care, infanticide, and female reproductive strategies in polygynous groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 37(1), 51–61. doi:10.1007/BF00173899
- Digby, L. J. (1995b). Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*: II. Intragroup social behavior. *Primates*, 36(3), 361–375. doi:10.1007/BF02382859
- Digby, L. J. (1999). Sexual Behavior and Extragroup Copulations in a Wild

- Population of Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatol.*, 70(3), 136–145. doi:10.1159/000021686
- Digby, L. J., & Barreto C. E. (1993). Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*: I. Group competition and dynamics. *Folia Primatol.*, 61: 123–34. doi:10.1159/000156739
- Digby, L. J., & Barreto, C. E. (1996). Activity and ranging patterns in common marmosets (*Callithrix jacchus*): implications for reproductive strategies. En M. Norconk, A. Rosenberger & P. A. Garber (Eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (pp. 173–185). New York: Plenum Press. doi: 10.1007/978-1-4419-8770-9_10
- Digby, L. J., & Barreto, C. E. (1998). Vertebrate predation in common marmosets. *Neotrop. Primates* 6:124–126.
- Digby, L. J., & Ferrari, S. F. (1994). Multiple breeding females in free-ranging groups of *Callithrix jacchus*. *Int. J. Primatol.*, 15(3), 389–397–397. doi:10.1007/BF02696100
- Digby, L. J., Ferrari, S. F., & Saltzman, W. (2007). Callitrichines: The role of competition in cooperatively breeding species. En C. Campbell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Panger & S. Bearder (Eds), *Primates in Perspective* (pp. 85–106). Oxford: Oxford University Press. Recuperado de <http://www.biology.ucr.edu>
- Dunbar, R. I. M. (1991). Functional Significance of Social Grooming in Primates. *Folia Primatol.*, 57(3), 121–131. doi:10.1159/000156574
- Emlen, S. T. (1982). The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *Am. Natur.*, 29–39. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/2460654>
- Epple, G. (1975). Parental Behavior in *Saguinus fuscicollis* ssp. (*Callithricidae*). *Folia Primatol.*, 24(2–3), 221–238. doi:10.1159/000155691
- Epple, G. (1978). Reproductive and social behavior of marmosets with special reference to captive breeding. *Primates Med.*, 10, 50. Recuperado de <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/417332>
- Epple, G. (1981). Effect of pair-bonding with adults on the ontogenetic manifestation of aggressive behavior in a primate, *Saguinus fuscicollis*. *Behav. Ecol.*

Sociobiol., 8(2), 117–123–123. doi:10.1007/BF00300823

- Epple, G., & Alveario, M. C. (1985). Social facilitation of agonistic responses to strangers in pairs of saddle back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Am. J. Primatol.*, 9(3), 207–218. doi:10.1002/ajp.1350090306
- Epple, G., & Katz, Y. (1980). Social influences on first reproductive success and related behaviors in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*, *Callitrichidae*). *Int. J. Primatol.*, 1(2), 171–183–183. doi:10.1007/BF02735596
- Epple, G., & Katz, Y. (1984). Social influences on estrogen excretion and ovarian cyclicity in saddle back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Am. J. Primatol.*, 6:215–227. doi: 10.1002/ajp.1350060309
- Faulkes, C. G., Arruda, M. F., & Monteiro Da Cruz, M. A. O. (2003). Matrilineal genetic structure within and among populations of the cooperatively breeding common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Mol. Ecol.*, 12(4), 1101–1108. doi: 10.1046/j.1365-294X.2003.01809.x
- Feistner, A. T., & Price, E. C. (1990). Food-sharing in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Folia Primatol.*, 54(1-2), 34–45. doi:10.1159/000156424
- Feistner, A. T., & Price, E. C. (1991). Food Offering in New World Primates: Two Species Added. *Folia Primatol.*, 57(3), 165–168. doi:10.1159/000156579
- Feistner, A. T., & Price, E. C. (2000). Food sharing in black lion tamarins (*Leontopithecus chrysopygus*). *Am. J. Primatol.*, 52(1):47–54. doi: 10.1002/1098-2345(200009)52:1<47::AID-AJP4>3.0.CO;2-D
- Ferrari, S. F. (1987). Food Transfer in a Wild Marmoset Group. *Folia Primatol.*, 48(3-4), 203–206. doi:10.1159/000156297
- Ferrari, S. F. (1988). The behaviour and ecology of the buffy-headed marmoset, *Callithrix flaviceps* (O. Thomas, 1903) (Tesis doctoral). University College, London. Recuperado de <http://discovery.ucl.ac.uk>
- Ferrari, S. F. (1992). The care of infants in a wild marmoset (*Callithrix flaviceps*) group. *Am. J. Primatol.*, 26(2), 109–118. doi:10.1002/ajp.1350260205
- Ferrari, S. F. (1993). Ecological differentiation in the *Callitrichidae*. En A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Ecology and Behaviour* (pp. 314–328). Oxford: Oxford University Press.

- Ferrari, S. F., Corrêa, H. K. M., & Coutinho, P. E. G. (1996). Ecology of the “southern” marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps*). En M. A. Norconk, A. L. Rserberger & P. A. Garber (Eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (pp. 157–171). New York: Plenum Press. doi: 10.1007/978-1-4419-8770-9_9
- Ferrari, S. F., & Digby, L. J. (1996). Wild *Callithrix* groups: Stable extended families? *Am. J. Primatol.*, 38(1), 19–27. doi: 10.1002/(SICI)1098-2345(1996)38:1<19::AID-AJP3>3.0.CO;2-W
- Fite, J. E., Patera, K. J., French, J. A., Rukstalis, M., Hopkins, E. C., & Ross, C. N. (2005). Opportunistic mothers: female marmosets (*Callithrix kuhlii*) reduce their investment in offspring when they have to, and when they can. *Journal of Human Evolution*, 49(1), 122–142. doi:10.1016/j.jhevol.2005.04.003
- French, J. A., & Cleveland, J. (1984). Scent-marking in the tamarin, *Saguinus oedipus*: Sex differences and ontogeny. *Anim. Behav.*, 32(2), 615–623. doi:10.1016/S0003-3472(84)80299-7
- French, J. A., De Vleeschouwer, K., Bales, K., & Heistermann, M. (2002). Lion tamarin reproductive biology. En D. G. Kleiman & A. B. Rylands (Eds.), *Lion Tamarins: Biology and Conservation* (pp. 133–156). Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- French, J. A., Inglett, B. J., & Dethlefs, T. M. (1989). The reproductive status of nonbreeding group members in captive golden lion tamarin social groups. *Am. J. Primatol.*, 18(2), 73–86. doi:10.1002/ajp.1350180202
- French, J. A., & Stribley, J. A. (1985). Patterns of urinary oestrogen excretion in female golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *J. Reprod. Fertil.*, 75(2), 537–546. doi: 10.1530/jrf.0.0750537
- Garber, P. A. (1984). Proposed nutritional importance of plant exudates in the diet of the Panamanian Tamarin, *Saguinus oedipus geoffroyi*. *Int. J. Primatol.*, 5(1), 1–15–15. doi:10.1007/BF02735144
- Garber, P. A. (1997). One for all and breeding for one: Cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. *Evol. Anthropol.*, 5(6), 187–199. doi: 10.1002/(SICI)1520-6505(1997)5:6<187::AID-EVAN1>3.0.CO;2-A

- Garber, P. A., Ón, F. E., Moya, L., & Pruett, J. D. (1993). Demographic and reproductive patterns in moustached tamarin monkeys (*Saguinus mystax*): Implications for reconstructing platyrrhine mating systems. *Am. J. Primatol.*, 29(4), 235–254. doi:10.1002/ajp.1350290402
- Ginther, A. J., Carlson, A. A., Ziegler, T. E., & Snowdon, C. T. (2002). Neonatal and pubertal development in males of a cooperatively breeding primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *Biol. Reprod.*, 66(2), 282–290. doi:10.1095/biolreprod66.2.282
- Ginther, A. J., Ziegler, T. E., & Snowdon, C. T. (2001). Reproductive biology of captive male cottontop tamarin monkeys as a function of social environment. *Anim. Behav.*, 61(1), 65–78. doi:10.1006/anbe.2000.1587
- Godfray, H. C. (1995). Evolutionary theory of parent-offspring conflict. *Nature*, 376(6536), 133–138. doi:10.1038/376133a0
- Goldizen, A. (1987a). Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20(2), 99–109–109. doi:10.1007/BF00572631
- Goldizen, A. W. (1987b). Tamarins and marmosets: communal care of offspring. En B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. T. Struhsaker, (Eds.). *Primate Societies* (pp. 34–43). Chicago: University of Chicago Press.
- Goldizen, A. W. (1988). Tamarin and marmoset mating systems: Unusual flexibility. *Trends Ecol. Evol.*, 3(2), 36–40. doi:10.1016/0169-5347(88)90045-6
- Goldizen, A. W. (1989). Social relationships in a cooperatively polyandrous group of tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24(2), 79–89. doi:10.1007/BF00299639
- Goldizen, A. W. (2003). Social monogamy and its variations in callitrichids: do these relate to the costs of infant care? En U. H. Reichard & C. Boesch (Eds.), *Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans, and Other Mammals* (pp. 232–247). Cambridge: Cambridge University Press.
- Goldizen, A. W., Mendelson, J., van Vlaardingen, M., & Terborgh, J. (1996). Saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) reproductive strategies: Evidence from a

- thirteen-year study of a marked population. *Am. J. Primatol.*, 38(1), 57–83. doi: 10.1002/(SICI)1098-2345(1996)38:1<57::AID-AJP6>3.0.CO;2-S
- Gomendio, M. (1991). Parent/offspring conflict and maternal investment in rhesus macaques. *Anim. Behav.*, 42(6), 993–1005. doi:10.1016/S0003-3472(05)80152-6
- Groves, C. P. (2001). *Primate Taxonomy*. Washington D. C.: Smithsonian Institution Press.
- Haig, D. (1993). Genetic Conflicts in Human Pregnancy. *Q. Rev. Biol.*, 68(4), 495–532. doi: 10.1086/418300
- Haig, D. (1999). What is a marmoset? *Am. J. Primatol.*, 49(4), 285–296. doi:10.1002/(SICI)1098-2345(199912)49:4<285::AID-AJP1>3.0.CO;2-X
- Harlow, C. R., Gems, S., Hodges, J. K., & Hearn, J. P. (1983). The relationship between plasma progesterone and the timing of ovulation and early embryonic development in the marmoset monkey (*Callithrix jacchus*). *J. Zool.*, 201(2), 273–282. doi:10.1111/j.1469-7998.1983.tb04276.x
- Hearn, J. P. (1983). The common marmoset (*Callithrix jacchus*). En J. P. Hearn (Ed.), *Reproduction in New World Primates* (pp. 183–215). Lancaster: MTP Press. Recuperado de <https://books.google.es/books>
- Hearn, J. P. (1986). The embryo-maternal dialogue during early pregnancy in primates. *J. Reprod. Fertil.*, 76(2), 809–819. doi: 10.1530/jrf.0.0760809
- Hearn, J. P., Gidley-Baird, A. A., Hodges, J. K., Summers, P. M., & Webley, G. E. (1988). Embryonic signals during the peri-implantation period in primates. *J. Reprod. Fertil. Supplement*, 36, 49–58. Recuperado de <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/3142993>
- Heistermann, M., & Hodges, J. K. (1995). Endocrine monitoring of the ovarian cycle and pregnancy in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) by measurement of steroid conjugates in urine. *Am. J. Primatol.*, 35(2), 117–127. doi:10.1002/ajp.1350350204
- Hennessy, M. B. (1997). Hypothalamic-pituitary-adrenal responses to brief social separation. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 21(1), 11–29. doi:10.1016/S0149-7634(96)00013-9

- Hernández-Camacho, J., & Cooper, R. W. (1976). The non-human primates of Colombia. En R. W. Thorington Jr. & P. G. Heltne (Eds.) *Neotropical Primates: Field Studies and Conservation* (pp. 35-69). Washington, DC: National Academy of Sciences.
- Hershkovitz, P. (1977). *Living New World Monkeys (Platyrrhini), with an Introduction to Primates*, vol. I. Chicago: Chicago University. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/41463144>
- Heymann, E. W. (1996). Social behavior of wild moustached tamarins, *Saguinus mystax*, at the Estación Biológica Quebrada Blanco, Peruvian Amazonia. *Am. J. Primatol.*, 38(1), 101–113. doi: 10.1002/(SICI)1098-2345(1996)38:1<101::AID-AJP8>3.0.CO;2-2
- Heymann, E. W., & Buchanan-Smith, H. M. (2000). The behavioural ecology of mixed-species troops of callitrichine primates. *Biol. Rev.*, 75(2), 169–190. doi:10.1111/j.1469-185X.1999.tb00044.x
- Heymann, E. W., & Smith, A. C. (1999). When to feed on gums: Temporal patterns of gummivory in wild tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* (Callitrichinae). *Zoo Biology*, 18(6), 459–471. doi:10.1006/jsbi.1999.4180
- Hill, W. C. O. (1957). *Primates, Comparative Anatomy and Taxonomy. Hapalidae*, vol. III. Edinburgh: University of Edinburgh Press.
- Hinde, R. A. (1974, August). Interactions, relationships, and social structure in non-human primates. En *Symposium of the 5th Congress of the International Primate Society* (pp. 13-24). Japan: Nagoya.
- Hinde, R. A., & Atkinson, S. (1970). Assessing the roles of social partners in maintaining mutual proximity, as exemplified by mother-infant relations in rhesus monkeys. *Anim. Behav.*, 18, 169–176. doi:10.1016/0003-3472(70)90087-4
- Hinde, R. A., & Spencer-Booth, Y. (1970). Individual differences in the responses of rhesus monkeys to a period of separation from their mothers. *J. Child Psychol. Psychiatry.*, 11(3), 159–176. doi:10.1111/j.1469-7610.1970.tb01023.x
- Hinde, R. A., & Spencer-Booth, Y. (1971). Effects of brief separation from mother on rhesus monkeys. *Science (New York, N.Y.)*, 173(3992), 111–118. doi:

10.1126/science.173.3992.111

- Hoage, R. J. (1978). *Biosocial development in the golden lion tamarin, Leontopithecus rosalia rosalia (Primates: Callitrichidae)* (Tesis doctoral). University of Pittsburgh, Pittsburgh.
- Hoage, R. J. (1982). Social and Physical Maturation in Captive Lion Tamarins, *Leontopithecus Rosalia Rosalia (Primates: Callitrichidae)*. Smithsonian Contrib. Zool., 364, 1-56. Recuperado de <http://www.sil.si.edu>
- Horr, D. A. (1977). Orangutan maturation: Growing up in a female world. En S. Chevalier-Skolnikoff, F.E. Poirier (Eds.), *Primate Bio-Social Development: Biological, Social, and Ecological Determinants* (pp. 289–321). New York: Garland.
- Horvat, J., & Kraemer, H. (1982). Behavioral changes during weaning in captive chimpanzees. *Primates*, 23(4), 488–499–499. doi:10.1007/BF02373960
- Hudson, R., Bautista, A., Reyes-Meza, V., Montor, J. M., & Rödel, H. G. (2011). The effect of siblings on early development: A potential contributor to personality differences in mammals. (F. Trillmich & R. Hudson, Eds.) *Dev. Psychobiol.*, 53(6), 564–574. doi:10.1002/dev.20535
- Hudson, R., & Trillmich, F. (2008). Sibling competition and cooperation in mammals: challenges, developments and prospects. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 62(3), 299–307. doi:10.1007/s00265-007-0417-z
- Ingram, J. C. (1977). Interactions between parents and infants, and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Anim. Behav.*, 25, Part 4(0), 811–827. doi:10.1016/0003-3472(77)90035-5
- Jaquish, C. E., Toal, R. L., Tardif, S. D., & Carson, R. L. (1995). Use of ultrasound to monitor prenatal growth and development in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Am. J. Primatol.*, 36(4), 259–275. doi:10.1002/ajp.1350360402
- Kendrick, K. M., & Dixson, A. F. (1983). The effect of the ovarian cycle on the sexual behaviour of the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Physiol. Behav.*, 30(5), 735–742. doi:10.1016/0031-9384(83)90171-3
- Kierulff, M. C. M., Raboy, B. E., Procópio de Oliveira, P., Miller, K., Passos, F. C., & Prado, F. (2002). Behavioral ecology of lion tamarins. En D. G. Kleiman, & A.

- B. Rylands (Eds.), *Lion Tamarins: Biology and Conservation* (pp. 157–187). Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Kinzey, W. G. (1997). Synopsis of New World primates (16 genera). En: W. G. Kinzey, (Ed.), *New world primates: ecology, evolution, and behavior* (pp. 169–324). New York: Aldine de Gruyter. Recuperado de <https://books.google.es/books>
- Kleiman, D. G. (1979). Parent-Offspring Conflict and Sibling Competition in a Monogamous Primate. *Am. Natur.*, 114(5), 753–760. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/2460745>
- Kleiman, D. G., & Mack, D. S. (1980). Effects of Age, Sex, and Reproductive Status on Scent Marking Frequencies in the Golden Lion Tamarin, *Leontopithecus rosalia*. *Folia Primatol.*, 33(1-2), 1–14. doi:10.1159/000155924
- Koenig, A., & Rothe, H. (1991). Social relationships and individual contribution to cooperative behaviour in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 32(2), 183–195. doi: 10.1007/BF02381175
- Kostan, K. M., & Snowdon, C. T. (2002). Attachment and social preferences in cooperatively-reared cotton-top tamarins. *Am. J. Primatol.*, 57(3), 131–139. doi:10.1002/ajp.10040
- Kostrub, C. E. (2003). *The social organization and behavior of golden-mantled tamarins, Saguinus tripartitus, in eastern Ecuador* (Tesis doctoral). University of California, Davis.
- Kraemer, G. W. (1992). A psychobiological theory of attachment. *Behav. Brain Sci.*, 15(3), 493–511. doi: 10.1017/S0140525X00069752
- Kutsukake, N. (2003). Assessing relationship quality and social anxiety among wild chimpanzees using self-directed behaviour. *Behav.*, 140:1153–1171. doi: 10.1163/156853903322589687
- Laudenslager, M. L., Held, P. E., Boccia, M. L., Reite, M. L., & Cohen, J. J. (1990). Behavioral and immunological consequences of brief mother-infant separation: A species comparison. *Dev. Psychobiol.*, 23(3), 247–264. doi:10.1002/dev.420230305
- Lazaro-Perea, C., Arruda, M. de F., & Snowdon, C. T. (2004). Grooming as a reward?

- Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. *Anim. Behav.*, 67(4), 627–636. doi:10.1016/j.anbehav.2003.06.004
- Lazaro-Perea, C., Castro, C. S. S., Harrison, R., Araujo, A., Arruda, M. F., & Snowden, C. T. (2000). Behavioral and demographic changes following the loss of the breeding female in cooperatively breeding marmosets. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 48(2), 137–146–146. doi:10.1007/s002650000215
- Lee P. C. (1983). Effects of parturition on the mother's relationship with older offspring. En R. A. Hinde (Ed.), *Primate social relationship: an integrated approach* (pp. 134-139). Oxford: Blackwell Scientific Publishing.
- Leutenegger, W. (1973). Maternal-fetal weight relationships in primates. *Folia Primatol.*, 20(4), 280–293. doi:10.1159/000155580
- Locke-Haydon, J., & Chalmers, N. R. (1983). The development of infant-caregiver relationships in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Int. J. Primatol.*, 4(1), 63–81–81. doi:10.1007/BF02739360
- Lunn, S. F., & McNeilly, A. S. (1982). Failure of lactation to have a consistent effect on interbirth interval in the common marmoset, *Callithrix jacchus jacchus*. *Folia Primatol.*, 37(1-2), 99–105. doi:10.1159/000156023
- Lyon, M., Goldman, L., & Hoage, R. (1985). Parent-offspring conflict following a birth in the primate, *Callimico goeldii*. *Anim. Behav.*, 33(4), 1364-1365. doi: 10.1016/S0003-3472(85)80201-3
- Maestripieri, D. (2002). Parent–Offspring Conflict in Primates. *Int. J. Primatol.*, 23(4), 923–951–951. doi:10.1023/A:1015537201184
- Maestripieri, D. (2003). Attachment. En D. Maestripieri (Ed.), *Primate psychology*, (pp. 108–143). London: Harvard University Press. Recuperado de <https://books.google.es/books>
- Maier, W., Alonso, C., & Langguth, A. (1982). Field observations on *Callithrix jacchus jacchus*. *Z. Saeugetierk.* 47:334– 346.
- Mason, W. A., & Mendoza, S. P. (1998). Generic aspects of primate attachments: parents, offspring and mates. *Psychoneuroendocrinology*, 23(8), 765–778. doi:10.1016/S0306-4530(98)00054-7
- Mason, W. A., & Kenney, M. D. (1974). Redirection of filial attachments in rhesus

- monkeys: dogs as mother surrogates. *Science (New York, N.Y.)*, 183(4130), 1209–1211. doi:10.1126/science.183.4130.1209
- McGrew, W. C. (1988). Parental division of infant caretaking varies with family composition in cotton-top tamarins. *Anim. Behav.*, 36(1), 285–286.
- Mendes Pontes, A. R., & Monteiro da Cruz, M. A. O. (1995). Home range, intergroup transfers, and reproductive status of common marmosets *Callithrix jacchus* in a forest fragment in North-Eastern Brazil. *Primates*, 36(3), 335–347–347. doi:10.1007/BF02382857
- Mendoza, S. P., Coe, C. L., Smotherman, W. P., Kaplan, J., & Levine, S. (1980). Functional consequences of attachment: A comparison of two species. En R. W. Bell & W. P. Smotherman (Eds.), *Maternal influences and early behavior* (pp. 235–252). New York: Spectrum.
- Mendoza, S. P., & Mason, W. A. (1986). Contrasting responses to intruders and to involuntary separation by monogamous and polygynous New World monkeys. *Physiol. Behav.*, 38(6), 795–801. doi:10.1016/0031-9384(86)90045-4
- Merker, H. J., Sames, K., Csato, W., Heger, W., & Neubert, D. (1988). The embryology of *Callithrix jacchus*. En D. Neubert, H. Merker, A. Hendrixx (Eds.). *Nonhuman Primates, Developmental Biology and Toxicology* (pp. 219–242). Berlin: Ueberreuta Wissenschaft-Wein.
- Mills, D. A., Windle, C. P., Baker, H. F., & Ridley, R. M. (2004). Analysis of infant carrying in large, well-established family groups of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 45(4), 259–265. doi:10.1007/s10329-004-0095-7
- Mineka, S., & Suomi, S. J. (1978). Social separation in monkeys. *Psychol. Bull.*, 85(6), 1376–1400. doi: 10.1037/0033-2909.85.6.1376
- Mock, D. W., & Parker, G. A. (1997). *The evolution of sibling rivalry*. Oxford: Oxford University Press.
- Nakamichi, M., Silldorff, A., & Sexton, P. (2001). Behavioral responses of an infant gorilla to maternal separation in a captive social group of lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Primates*, 42(3), 245–252. doi:10.1007/BF02629640
- Napier, J. R., & Napier, P. H. (1967). *A Handbook of Living Primates*. New York: Academic Press.

- Neyman, P. F. (1978). Aspects of the ecology and social organization of free-ranging cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) and the conservation status of the species. En D. G. Kleiman (Ed.), *The Biology and Conservation of the Callitrichidae* (pp. 39–71). Washington DC: Smithsonian Institution Press. Recuperado de <http://pats-eduent.net>
- Nievergelt, C. M., Digby, L., Ramakrishnan, U., & Woodruff, D. (2000). Genetic Analysis of Group Composition and Breeding System in a Wild Common Marmoset (*Callithrix jacchus*) Population. *Int. J. Primatol.*, 21(1), 1–20–20. doi:10.1023/A:1005411227810
- Nievergelt, C. M., & Martin, R. D. (1998). Energy intake during reproduction in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Physiol. Behav.*, 65(4-5), 849–854. doi:10.1016/S0031-9384(98)00249-2
- Norscia, I., & Palagi, E. (2010). When play is a family business: adult play, hierarchy, and possible stress reduction in common marmosets. *Primates*, 52(2), 101–104. doi:10.1007/s10329-010-0228-0
- Nowak R. M. (1999). *Walker's Primates of the World*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Palagi, E., & Norscia, I. (2011). Scratching around stress: hierarchy and reconciliation make the difference in wild brown lemurs (*Eulemur fulvus*). *Stress (Amsterdam, Netherlands)*, 14(1), 93–97. doi:10.3109/10253890.2010.505272
- Parker, G. A. (1983). Arms races in evolution—an ESS to the opponent-independent costs game. *J. Theor. Biol.*, 101:619–648. doi:10.1016/0022-5193(83)90019-X
- Parker, G. A., Royle, N. J., & Hartley, I. R. (2002). Intrafamilial conflict and parental investment: a synthesis. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 357(1419), 295–307. doi:10.1098/rstb.2001.0950
- Peres, C. A. (2000). Territorial defense and the ecology of group movements in small-bodied neotropical primates. En S. Boinski, & P. A. Garber (Eds.), *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups* (pp. 100–123). Chicago: University of Chicago Press. Recuperado de <https://books.google.es/books>
- Pook, A. G., & Pook, G. (1982). Polyspecific association between *Saguinus fuscicollis*, *Saguinus labiatus*, *Callimico goeldii* and other primates in North-

- Western Bolivia. *Folia Primatol.*, 38(3-4), 196–216. doi:10.1159/000156057)
- Poole, T. B., & Evans, R. G. (1982). Reproduction, infant survival and productivity of a colony of common marmosets (*Callithrix jacchus jacchus*). *Lab. Anim.*, 16(1), 88–97. doi:10.1258/002367782780908760
- Porter, L. M. (2001a). Dietary Differences Among Sympatric *Callitrichinae* in Northern Bolivia: *Callimico goeldii*, *Saguinus fuscicollis* and *S. labiatus*. *Int. J. Primatol.*, 22(6), 961–992–992. doi:10.1023/A:1012013621258
- Porter, L. M. (2001b). Social organization, reproduction and rearing strategies of *Callimico goeldii*: new clues from the wild. *Folia Primatol.*, 72(2), 69–79. doi: 10.1159/000049925
- Power, M. L., & Oftedal, O. T. (1996). Differences among captive callitrichids in the digestive responses to dietary gum. *Am. J. Primatol.*, 40(2), 131–144. doi: 10.1002/(SICI)1098-2345(1996)40:2<131::AID-AJP2>3.0.CO;2-Z
- Price, E. C. (1990a). Infant carrying as a courtship strategy of breeding male cotton-top tamarins. *Anim. Behav.*, 40(4), 784–786. doi:10.1016/S0003-3472(05)80711-0
- Price, E. C. (1990b). Parturition and perinatal behaviour in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Primates*, 31(4), 523–535–535. doi:10.1007/BF02382535
- Price, E. C. (1991). Competition to Carry Infants in Captive Families of Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus*). *Behav.*, 118(1/2), 66–88. doi: 10.1163/156853991X00201
- Price, E. C. (1992a). The benefits of helpers: Effects of group and litter size on infant care in tamarins (*Saguinus oedipus*). *Develop. Psychobiol.*, 26(3), 179–190. doi:10.1002/ajp.1350260304
- Price, E. C. (1992b). Contributions to infant care in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*): The influence of age, sex, and reproductive status. *Int. J. Primatol.*, 13(2), 125–141–141. doi:10.1007/BF02547838
- Queller, D. C. (1994). Male-Female Conflict and Parent-Offspring Conflict. *Am. Natur.*, 144 IS -, S84–S99. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/2462730>
- Rathbun, C. D. (1979). Description and analysis of the arch display in the golden lion

- tamarin, *Leontopithecus rosalia rosalia*. *Folia Primatol.*, 32(1-2), 125–148. doi:10.1159/000155908
- Reite, M., & Capitanio, J. P. (1985). On the nature of social separation and social attachment. En M. Reite & T. Field (Eds.), *The psychobiology of attachment and separation* (pp. 223– 255). Orlando, FL: Academic Press. Recuperado de <https://books.google.es/books>
- Rickenbach, F., & Dolhinow P. (1991). Social independence and dependence in infant langurs' (*Presbytis entellus*) responses to the birth of new siblings: or, to boldly go where no weanling has gone before. *Am. J. Primatol.*, 24 (2): 131.
- Ross, C. N., French, J. A., & Orti, G. (2007). Germ-line chimerism and paternal care in marmosets (*Callithrix kuhlii*). *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 104(15), 6278–6282. doi:10.1073/pnas.0607426104
- Rothe, H. (1975). Influence of newborn marmosets (*Callithrix jacchus*) behaviour on expression and efficiency of maternal and paternal care. *Contemporary Primatology, Nagoya*, 315-20.
- Rothe, H. (1978). Parturition and related behavior in *Callithrix jacchus* (Ceboidea, Callitrichidae). En D. G. Kleiman (Ed.), *The biology and conservation of the Callitrichidae* (pp. 193-206). Washington, DC: Smithsonian Institution Press. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/1380081>
- Rothe, H., & Darms, K. (1993). The social organization of marmosets: A critical evaluation of recent concepts. En A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins. Systematics, Behaviour, and Ecology* (pp. 176–199). Oxford: Oxford University Press.
- Rothe, H., Koenig, A., & Darms, K. (1993). Infant survival and number of helpers in captive groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Am. J. Primatol.*, 30(2), 131–137. doi:10.1002/ajp.1350300205
- Rowe, L., & Arnqvist, G. (2002). Sexually antagonistic coevolution in a mating system: combining experimental and comparative approaches to address evolutionary processes. *Evolution*, 56(4), 754–767. doi: 10.1111/j.0014-3820.2002.tb01386.x
- Rowe, N. (1996). *The pictorial guide to the living primates*. East Hampton (NY):

Pogonias Press.

- Rylands, A. B. (1982). *The behaviour and ecology of three species of marmosets and tamarins (Callitrichidae, primates) in Brazil* (Tesis doctoral). University of Cambridge, Cambridge.
- Rylands, A. B. (1986). Infant-carrying in a wild marmoset group, *Callithrix humeralifer*: evidence for a polyandrous mating system. En M. Thiago de Mello (Ed.), *A Primatologia No Brasil*, vol. 2 (pp. 131–144). Brasilia: Sociedade Brasileira de Primatologia. Recuperado de <http://www.academia.edu>
- Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A. F., & Mittermeier, R. A. (1993). Systematics, Geographic Distribution, and Some Notes on the Conservation Status of the *Callitrichidae*. En A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology* (pp. 11–77). Oxford: Oxford University Press. Recuperado de <https://library.conservation.org>
- Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A. F., & Mittermeier, R. A. (2009). The Smallest Anthropoids. (S. M. Ford, L. M. Porter, & L. C. Davis, Eds.) (pp. 25–61). Boston, MA: Springer US. doi:10.1007/978-1-4419-0293-1_2
- Rylands, A. B., & de Faria, D. S. (1993). Habitats, feeding ecology, and home range size in the genus *Callithrix*. En A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology* (pp. 262–272). Oxford: Oxford University Press.
- Rylands, A. B., Schneider, H., Langguth, A., Mittermeier, R. A., Groves, C. P. & Rodríguez-Luna, E. (2000). An assessment of the diversity of New World Primates. *Neotrop. Primates* 8 (2): 61-93. Recuperado de <https://library.conservation.org>
- Saito, A., Izumi, A., & Nakamura, K. (2010). Development of infant common marmosets' (*Callithrix jacchus*) preference for their parents over adults from another group. *Primates*, 52(1), 43–50. doi:10.1007/s10329-010-0205-7
- Saltzman, W. (2003). Reproductive competition among female common marmosets (*Callithrix jacchus*): proximate and ultimate causes. En C. Jones (Ed.), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions* (pp. 197–229). Norman, OK: American Society of Primatologists.

Recuperado de <http://www.bec.ucla.edu>

- Saltzman, W., Pick, R. R., Salper, O. J., Liedl, K. J., & Abbott, D. H. (2004). Onset of plural cooperative breeding in common marmoset families following replacement of the breeding male. *Anim. Behav.*, 68(1), 59–73. doi:10.1016/j.anbehav.2003.07.020
- Saltzman, W., Schultz-Darken, N. J., Scheffler, G., Wegner, F. H., & Abbott, D. H. (1994). Social and reproductive influences on plasma cortisol in female marmoset monkeys. *Physiol. Behav.*, 56(4), 801–810. doi:10.1016/0031-9384(94)90246-1
- Saltzman, W., Schultz-Darken, N. J., Wegner, F. H., Wittwer, D. J., & Abbott, D. H. (1998). Suppression of cortisol levels in subordinate female marmosets: reproductive and social contributions. *Horm. Behav.*, 33:58–74. doi:10.1006/hbeh.1998.1436
- Sánchez, S., Peláez, F., Gil-Bürmann, C., & Kaumanns, W. (1999). Costs of infant-carrying in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 48(2), 99–111. doi: 10.1002/(SICI)1098-2345(1999)48:2<99::AID-AJP2>3.0.CO;2-6
- Santos, C., French, J., & Otta, E. (1997). Infant Carrying Behavior in Callitrichid Primates: *Callithrix* and *Leontopithecus*. *Int. J. Primatol.*, 18(6), 889–907–907. doi:10.1023/A:1026340028851
- Savage, A., Snowdon, C. T., Giraldo, L. H., & Soto, L. H. (1996). Parental care patterns and vigilance in wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). En M. A. Norconk, A. L. Rosenberger & P. A. Garber (Eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (pp. 187–199). New York: Plenum Press. doi: 10.1007/978-1-4419-8770-9_11
- Savage, A., Ziegler, T. E., & Snowdon, C. T. (1988). Sociosexual development, pair bond formation, and mechanisms of fertility suppression in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 14(4), 345–359. doi:10.1002/ajp.1350140404
- Scanlon, C. E., Chalmers, N. R., & Monteiro Da Cruz, M. A. O. (1988). Changes in the size, composition, and reproductive condition of wild marmoset groups (*Callithrix jacchus jacchus*) in north east Brazil. *Primates*, 29(3), 295–305–305.

doi:10.1007/BF02380953

- Schino, G., Majolo, B., Ventura, R., & Troisi, A. (2001). Resumption of Sexual Activity Affects Mother-Infant Interactions in Japanese Macaques. *Behav.*, 138(2), 261–275. doi: 10.1163/15685390151074429
- Schino, G., Scucchi, S., Maestripieri, D., & Turillazzi, P. G. (1988). Allogrooming as a tension-reduction mechanism: A behavioral approach. *Am. J. Primatol.*, 16(1), 43–50. doi:10.1002/ajp.1350160106
- Schino, G., & Troisi, A. (2001). Relationship with the mother modulates the response of yearling Japanese macaques (*Macaca fuscata*) to the birth of a sibling. *Journal of Comparative Psychology*, 115(4), 392–396. doi:10.1037//0735-7036.115.4.392
- Schneider, H., & Rosenberger, A. L. (1996). Molecules, morphology and platyrrhine systematics. En M. A. Norconk, A. L. Rosenbergerand & P. A. Garber (Eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (pp. 3–19). New York: Plenum Press. doi: 10.1007/978-1-4419-8770-9_1
- Schradin, C., & Anzenberger, G. (2001). Infant carrying in family groups of Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). *Am. J. Primatol.*, 53(2), 57–67. Recuperado de <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11170167>
- Shutt, K., MacLarnon, A., Heistermann, M., & Semple, S. (2007). Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? *Biol. Lett.*, 3(3), 231–233. doi:10.1098/rsbl.2007.0052
- Simons, E. L. (1972). *Primate Evolution*. New York: Macmillan.
- Simpson, M. J. A., Simpson, A. E., & Howe, S. (1986). Changes in the rhesus mother-infant relationship through the first four months of life. *Anim. Behav.*, 34(5), 1528–1539. doi:10.1016/S0003-3472(86)80222-6
- Smith, A. (2000). Composition and Proposed Nutritional Importance of Exudates Eaten by Saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and Mustached (*Saguinus mystax*) Tamarins. *Int. J. Primatol.*, 21(1), 69–83–83. doi:10.1023/A:1005423629627
- Smith, T. E., & French, J. A. (1997). Social and reproductive conditions modulate urinary cortisol excretion in black tufted-ear marmosets (*Callithrix kuhli*). *Am. J. Primatol.* 42:253–267. Recuperado de

<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9261507>

- Snowdon, C. T., & Cronin, K. A. (2007). Cooperative breeders do cooperate. *Behav. Process.*, 76(2), 138–141. doi:10.1016/j.beproc.2007.01.016
- Snowdon, C. T., & Soini, P. (1988). The tamarins, genus *Saguinus*. En R. A. Mittermeier, A. B. Rylands, A. F. Coimbra-Filho, & G. A. B. da Fonseca (Eds), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, vol. 2 (pp. 223–298). Washington, D.C.: World Wildlife Fund.
- Snowdon, C. T., & Ziegler, T. E. (2007). Growing up cooperatively: family processes and infant care in marmosets and tamarins. *J. Dev. Proc.*, 2:40–66. Recuperado de <http://www.psych.utah.edu>
- Soini, P. (1982). Ecology and population dynamics of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*. *Folia Primatol.*, 39(1-2), 1–21. doi:10.1159/000156066
- Soini, P. (1988). The pygmy marmoset, genus *Cebuella*. En R. A. Mittermeier, A. B. Rylands, A. F. Coimbra-Filho, & G. A. B. da Fonseca (Eds.), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, vol. 2. (pp. 79–129). Washington D.C.: World Wildlife Fund.
- Soini, P. (1993). The ecology of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*: some comparisons with two sympatric tamarins. En A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology* (pp. 257–261). Oxford: Oxford University Press.
- Solomon, N. G., & French, J. A. (1997). *Cooperative Breeding in Mammals*. Cambridge: Cambridge University Press. Recuperado de <https://books.google.es/books>
- Souza de Oliveira, M., Lopes, F., Alonso, C., & Yamamoto, M. E. I. L. (1999). The Mother's Participation in Infant Carrying in Captive Groups of *Leontopithecus chrysomelas* and *Callithrix jacchus*. *Folia Primatol.*, 70(3), 146–153. doi:10.1159/000021687
- Stevenson, M. F., & Poole, T. B. (1976). An ethogram of the common marmoset (*Calithrix jacchus jacchus*): general behavioural repertoire. *Anim. Behav.*, 24(2), 428–451. doi: 10.1016/S0003-3472(76)80053-X
- Stevenson M. F., & Rylands A. B. (1988). The marmosets, genus *Callithrix*. En R. A.

- Mittermeier, A. B. Rylands, A. F. Coimbra-Filho & G. A. B. da Fonseca (Eds.), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, vol. 2. (pp. 131-222). Washington D.C.: World Wildlife Fund.
- Stewart, R. B., Mobley, L. A., Van Tuyl, S. S., & Salvador, M. A. (1987). The firstborn's adjustment to the birth of a sibling: a longitudinal assessment. *Child Dev.*, 58(2), 341–355. doi: 10.2307/1130511
- Sussman, R. W. (2000). *Primate ecology and social structure. Vol. 2: New world monkeys*. Needham Heights, MA: Pearson Custom Publishing.
- Sussman, R. W., & Garber, P. A. (1987). A new interpretation of the social organization and mating system of the *Callitrichidae*. *Int. J. Primatol.*, 8(1), 73–92–92. doi:10.1007/BF02737114
- Sutcliffe, A. G., & Poole, T. B. (1984). Intragroup agonistic behavior in captive groups of the common marmoset *Callithrix jacchus jacchus*. *Int. J. Primatol.*, 5(5), 473–489–489. doi:10.1007/BF02692270
- Svensson, E. (1995). Parent-offspring relations in mammals. *Trends Ecol. Evol.*, 10(2), 83. doi:10.1016/S0169-5347(00)88986-7
- Tagliaro, C. H., Schneider, M. P., Schneider, H., Sampaio, I. C., & Stanhope, M. J. (1997). Marmoset phylogenetics, conservation perspectives, and evolution of the mtDNA control region. *Mol. Biol. Evol.*, 14(6), 674–684. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025807
- Tardif, S. D. (1983). Relationship between social interactions and sexual maturation in female *Saguinus oedipus oedipus*. *Folia Primatol.*, 40(4), 268–275. doi:10.1159/000156109
- Tardif, S. D., & Bales, K. L. (2004). Relations among birth condition, maternal condition, and postnatal growth in captive common marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*). *Am. J. Primatol.*, 62(2), 83–94. doi:10.1002/ajp.20009
- Tardif, S. D, Carson R. L., & Gangaware B. L. (1986). Comparisons of infant care in family groups of the common marmoset (*Callithrix jacchus*) and the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 11:103–111. doi: 10.1002/ajp.1350110202
- Tardif, S. D., Carson, R. L., & Gangaware, B. L. (1990). Infant-care behavior of

- mothers and fathers in a communal-care primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Develop. Psychobiol.*, 22(2), 73–85. doi:10.1002/ajp.1350220202
- Tardif, S. D., Carson, R. L., & Gangaware, B. L. (1992). Infant-care Behavior of Non-reproductive Helpers in a Communal-care Primate, the Cotton-top Tamarin (*Saguinus oedipus*). *Ethology*, 92(2), 155–167. doi:10.1111/j.1439-0310.1992.tb00956.x
- Tardif, S. D., Harrison, M. L. & Simek, M. A.. (1993). Communal infant care in marmosets and tamarins: relation to energetics, ecology, and social organization. En A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and tamarins: systematics, behaviour, and ecology* (pp. 220-34). Oxford: Oxford University Press.
- Tardif, S. D., Power, M., Oftedal, O. T., Power, R. A., & Layne, D. G. (2001). Lactation, maternal behavior and infant growth in common marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*): effects of maternal size and litter size. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 51(1), 17–25–25. doi:10.1007/s002650100400
- Tardif, S. D., Richter, C. B., & Carson, R. L. (1984). Effects of sibling-rearing experience on future reproductive success in two species of *Callitrichidae*. *Am. J. Primatol.*, 6(4), 377–380. doi:10.1002/ajp.1350060408
- Tardif, S. D., Santos, C. V., Baker, A. J., van Elsacker, L., Ruiz- Miranda, C. R., Moura, A. C. A., Passos, F. C., Price, E. C., Rapaport, L. G., & De Vleeschouwer, K. (2002). Infant care in lion tamarins. En D. G. Kleiman, & A. B. Rylands (Eds.), *Lion Tamarins: Biology and Conservation* (pp. 213–232). Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Tardif, S. D., Smucny, D. A., Abbott, D. H., Mansfield, K., Schultz-Darken, N., & Yamamoto, M. E. (2003). Reproduction in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Comp. Med.*, 53(4), 364–368. Recuperado de <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14524412>
- Terborgh, J., & Goldizen, A. (1985). On the mating system of the cooperatively breeding saddle-backed tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 16(4), 293–299–299. doi:10.1007/BF00295541
- Terry, R. L. (1970). Primate Grooming as a Tension Reduction Mechanism. *J.*

- Psychol.*, 76(1), 129–136. doi: 10.1080/00223980.1970.9916830
- Trivers, R. L. (1974). Parent-Offspring Conflict. *Integr. Comp. Biol.*, 14(1), 249–264. doi:10.1093/icb/14.1.249
- Troisi, A. (2002). Displacement activities as a behavioral measure of stress in nonhuman primates and human subjects. *Stress (Amsterdam, Netherlands)*, 5(1), 47–54. doi:10.1080/102538902900012378
- van Roosmalen, M. & van Roosmalen, T. (2003). The description of a new marmoset genus, *Callibella* (*Callitrichinae*, Primates), including its molecular phylogenetic status. *Neotrop. Primates*, 11(1), 1-10. Recuperado de <http://static1.1.sqspcdn.com>
- Vinyard, C. J., Wall, C. E., Williams, S. H., Schmitt, D., & Hylander, W. L. (2001). A preliminary report on the jaw mechanics during tree gouging in common marmosets (*Callithrix jacchus*). En A. Brook (Ed.), *Dental Morphology: 12th International Symposium on Dental Morphology* (pp. 283–297). Sheffield: Sheffield Academic Press.
- Vinyard, C. J., Wall, C. E., Williams, S. H., & Hylander, W. L. (2003). Comparative functional analysis of skull morphology of tree-gouging primates. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 120(2), 153–170. doi:10.1002/ajpa.10129
- Voland, E. (1977). Social play behavior of the common marmoset (*Callithrix jacchus* Erxl., 1777) in captivity. *Primates*, 18(4), 883–901–901. doi:10.1007/BF02382938
- von Dornum, M., & Ruvolo, M. (1999). Phylogenetic relationships of the New World monkeys (*Primates, platyrrhini*) based on nuclear G6PD DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 11(3), 459–476. doi:10.1006/mpev.1998.0582
- Washabaugh, K. F., Snowdon, C. T., & Ziegler, T. E. (2002). Variations in care for cottontop tamarin, *Saguinus oedipus*, infants as a function of parental experience and group size. *Anim. Behav.*, 63(6), 1163–1174. doi:10.1006/anbe.2002.3018
- Wasser, S. K., & Barash, D. P. (1983). Reproductive suppression among female mammals: implications for biomedicine and sexual selection theory. *Q. Rev. Biol.*, 58(4), 513–538. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/2829326>
- Wolfheim, J. H. (1983). *Primates of the world: distribution, abundance, and*

- conservation* (pp. 475-483). Seattle: University of Washington Press.
recuperado de <https://books.google.es/books>
- Ximenes, M. F. F. M., & Sousa, M. B. C. (1996). Family composition and the characteristics of parental care during the nursing phase of captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Int. J. Primatol.*, 37(2), 175–183. doi:10.1007/BF02381405
- Yamamoto, M. E. (1990). Ontogênese das relações sociais e dinâmica do cuidado com a prole no sagui comum (*Callithrix jacchus*) (Tesis doctoral). Escola Paulista de Medicina, São Paulo.
- Yamamoto, M. E. (1993). From dependence to sexual maturity: the behavioural ontogeny of *Callitrichidae*. En A. B Rylands (Ed.), *Marmosets and tamarins: systematics, behaviour, and ecology* (pp. 235-54). Oxford: Oxford University Press.
- Yamamoto, M. E., Albuquerque, F. S., Lopes, N. A., & Ferreira, E. S. (2008). Differential infant carrying in captive and wild common marmosets (*Callithrix jacchus*), 11(2), 95–99–99. doi:10.1007/s10211-008-0046-1
- Yamamoto, M. E., Arruda, M. de F., & Bueno, O. F. A. (1987). Compensation in Abnormal Conditions of Infant Care in the Common Marmoset marmosets (*Callithrix jacchus*). *Int. J. Comp. Psychol.* 1: 97-106. Recuperado de <http://escholarship.org>
- Yamamoto, M. E., & O Box, H. (1997). The Role of Non-reproductive Helpers in Infant Care in Captive *Callithrix jacchus*. *Ethology*, 103(9), 760–771. doi:10.1111/j.1439-0310.1997.tb00184.x
- Zahed, S. R., Prudom, S. L., Snowdon, C. T., & Ziegler, T. E. (2008). Male parenting and response to infant stimuli in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Am. J. Primatol.*, 70(1), 84–92. doi:10.1002/ajp.20460
- Zeh, D. W., & Zeh, J. A. (2000). Reproductive mode and speciation: the viviparity-driven conflict hypothesis. *BioEssays: news and reviews in molecular, cellular and developmental biology*, 22(10), 938–946. doi:10.1002/1521-1878(200010)22:10<938::AID-BIES9>3.0.CO;2-9
- Ziegler, T. E., Bridson, W. E., Snowdon, C. T., & Eman, S. (1987). Urinary

- gonadotropin and estrogen excretion during the postpartum estrus, conception, and pregnancy in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 12(2), 127–140. doi:10.1002/ajp.1350120202
- Ziegler, T. E., Scheffler, G., & Snowdon, C. T. (1995). The relationship of cortisol levels to social environment and reproductive functioning in female cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Horm. Behav.*, 29(3), 407–424. doi:10.1006/hbeh.1995.1028
- Ziegler, T. E., Snowdon, C. T., & Bridson, W. E. (1990a). Reproductive performance and excretion of urinary estrogens and gonadotropins in the female pygmy marmoset (*Cebuella pygmaea*). *Am. J. Primatol.*, 22(3), 191–203. doi:10.1002/ajp.1350220305
- Ziegler, T. E., & Sousa, M. B. C. (2002). Parent-daughter relationships and social controls on fertility in female common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Horm. Behav.*, 42(3), 356–367. doi:10.1006/hbeh.2002.1828
- Ziegler, T. E., Widowski, T. M., Larson, M. L., & Snowdon, C. T. (1990b). Nursing does affect the duration of the post-partum to ovulation interval in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *J. Reprod. Fertil.*, 90(2), 563–570. doi:10.1530/jrf.0.0900563